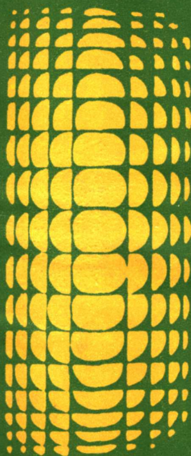
玉米遗传与玉米基因突变性状彩图





宋同明 编著

科学出版社

S 513·01
3076

ISBN 7-03-001062-0
Q·161

定　价：14.50 元
科技新书目：192-094

玉米遗传与玉米基因突变性状彩图

宋同明 编著

科学出版社

1989

内 容 简 介

本书以最新的研究成果，扼要介绍玉米的生活史，染色体形态特征、结构和数量变异，以及玉米生活史中不同发育阶段突变基因的表现和遗传方面的基本知识。同时，本书以大量生动的彩色照片阐明自玉米遗传学建立以来所累积的主要基因突变性状表现和它们在连锁图上的位置、遗传行为，以及某些基因突变性状与生物化学和形态学的相互关系。

本书可供大专院校及科研机构中从事遗传学和育种研究的科技工作者参考，对于农林技术干部和基层育种工作者亦具有一定的实用意义。

玉米遗传与玉米基因突变性状彩图

宋同明 编著

责任编辑 王伟济

科学出版社出版

北京市东黄城根北街16号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1989年7月第一版　开本：787×1092 1/32

1989年7月第一次印刷　印张：2 1/4 插页：21

印数：0001—1,000　字数：48,000

ISBN 7-03-001062-0/Q · 161

定价：14.50 元

前　言

玉米植株的各个部分都存在着广泛的遗传变异。对这些变异的研究有力地推动了近代遗传学和细胞遗传学的发展。本书系统而扼要地介绍了玉米遗传的各个方面内容，并有突变基因性状表现的彩色照片 78 幅，可作为农业大专院校和科研单位在教学和科研工作中的参考。

本书主要参考美国 1977 年出版的《玉米及其改良》(*Corn and Corn Improvement*) 中玉米遗传学和玉米细胞遗传学两章。基因在连锁图上的位置根据科 (Coe, E. H.) 等人 1982 年发表的《玉米遗传因子和连锁图》(*GENETIC FACTORS AND LINKAGE MAP OF MAIZE*) 一书作了调整。突变性状彩图全部是彩色照片，是编者在美国玉米遗传合作社拍摄的。

在本书编写过程中，李竞雄教授曾提出许多宝贵意见，并对图谱的有关部分进行了审查和修改，在此谨致谢意。

由于水平所限，本文欠妥或错误的地方一定不少，个别照片在反映突变性状典型性和色彩真实性方面也不够理想，希望使用的同志原谅，并提出宝贵意见。

编者

1986年6月

彩色图版



图17　ts1——雄穗结实，2S-74。雄穗完全雌穗化，弯曲下垂，成熟时雄穗上不规则地着生子粒。



图18　v4——黄绿苗，2L-83。幼苗淡黄绿色，后期可转变为正常绿色，但比较缓慢。左边为 v4 幼苗。



图19　w3——白苗，2L-111。幼苗无叶绿素，白色，三叶期后死亡，胚乳白色。



图20 Ht1—抗大斑病1号小种(*Hemithosporium turcicum*)，2L-121。大斑病菌侵染后，只出现较小的失绿斑。左面为Ht1叶片。



图21　Ch1——巧 克 力色果皮，2L-155。显性突变，能使果皮产生暗棕色素。



图22　cr1——皱缩叶，3S-0。植株略矮，叶宽，叶面皱折，尤其是叶片基部最明显。



图23　d1——矮生，3S-18。植株极矮，叶厚而宽，簇生在一起，雄穗紧凑，雌穗上长花药，对赤霉素敏感，苗期喷赤霉素液后，植株能生长至正常高度。



图24　Rg1——破碎叶，3L-45。显性突变，较老叶片叶脉间先是出现失绿组织，继而变成细长孔洞，呈撕裂状，最初4、5片叶发育正常。



图25　ts4——雄穗结实，3L-52。雄穗紧实而直立，同时具有雌花和雄花。

图26　ba1——空秆，3L-80。雌穗芽不分化，变成空秆，雄穗绝大部分小花也退化。图为退化的雄穗。



图27 a1——无花青素，3L-127。其显性A1是产生花青素的基本因子之一。在a1存在时，产生无色糊粉层，棕色果皮，绿株或棕色植株。A1与CRBz互作，产生有色糊粉层，与BPl互作，产生紫株。图为Aa自交果穗，上面分离的无色粒含aa。



图28 在BPl基因存在时Aa对植株颜色的影响。左边紫株为ABPl，右边棕株为aBPl。





图29 sh2——凹陷胚乳，3L-127.2 。乳熟期子粒膨胀，多水，含糖量高，成熟干燥后种子塌陷。sh2 与 a1 密切连锁，故凹陷粒大部分是无色的。

图30 Ts5——雄穗结实，4S-53。显性突变，雄穗既可以正常散粉，又有花丝存在。





图31　la1— 懒惰株，4S-55。株高在30至40厘米之前生长正常，而后发生倒伏，表现出匍匐生长的习性。



图32　su1——糖胚乳，4S-66。子粒在乳熟期鼓胀，含有较高的糖分，干燥时种子皱缩透明，图为Su1 su1的自交分离果穗。

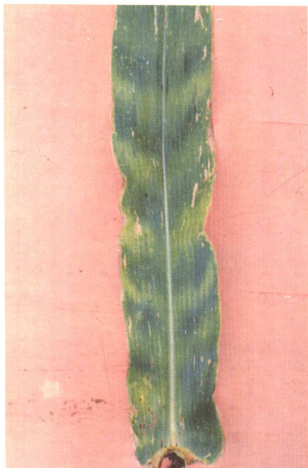


图33 zb6——斑马状叶片，4L-79。基部叶片出现淡黄色与绿色相间横带，象斑马斑纹。 在冷凉气候下表现明显。

图34 gl4——光叶，4L-81。叶面角质层蜡质发生变化，用喷雾器喷水，在叶面上形成小水滴。不致散落。左面为gl4幼苗。





图35　Tu1—有稃穗，4L-101。显性突变，雌穗和雄穗都形成很长的稃片。本图所示为Tu1雌穗。



图36　j2—日本型条纹叶，4L-106。叶片和叶鞘有许多白色条纹，比j1(图 61)更明显，幼苗有时近於白色。



图1 sr1——条纹叶，1S-0（S代表染色体短臂，横线后面数字为连锁图上的位置，下同）。叶片上有较宽的白色条纹，持续到成株。

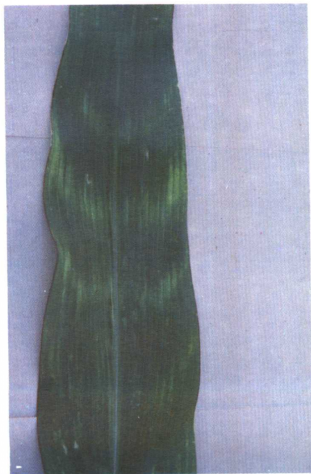


图2 zb4—斑马状叶片（4代表同一个突变性状发现的顺序，下同），1S-19。在幼龄叶片上出现淡黄色与绿色相间的横带花纹。后期叶片不表现。



图37　a2——无花青素，5S-35。花青素互补基因之一，但与 P^{rr} 互作产生红果皮；与 BPl 互作产生棕株，只是成熟前棕色素消失。图为 A2a2 分离果穗。

图38　bm1——棕叶脉，5S-41。棕色素在叶中脉、叶鞘和叶片的维管束上形成，在老叶片上更为明显。图中左1、左3和右1均为 bm1 株。





图39　bt1——脆弱胚乳，5L-42。成熟种子塌陷、透明、易碎。图为Bt1bt1自交果穗，该穗同时也分离a2，因bt1与a2连锁，故大部分凹粒为无色的。



图40　pr1——红色糊粉层，5L-66。在其它有关色素基因存在时，能使紫色(Pr)糊粉层变为红色(pr)糊粉层，紫花药(Pr)变为红花药(pr)。图为Prpr自交穗，pr粒为红色。



图41　ys1——黄条纹叶，5L-75。叶脉之间出现黄色组织，右边为ys1植株。

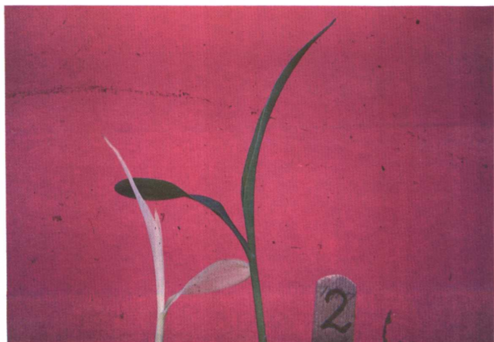


图42　v2——黄绿苗，5L-107。表现型象v1（图69），但幼苗转变为绿色较慢。左边为v2幼苗。



图43　rgd1——撕裂幼苗，6S-4。幼苗叶片窄而卷曲，似线状，不易出土。左边为rgd1幼苗。



图44　rhm1——抗小斑病（*Helminthosporium maydis*），位于6S，具体位置未定。对小斑病0小种只产生失绿斑反应。右面为rhm叶片，左面为Rhm叶片，均为B73遗传背景。



图45 Y1——黄胚乳，6L-13。显性基因，能使胚乳产生类胡萝卜素，使种子成为黄色。左面为 y1 形成的白胚乳色的果穗。



图46 si1——雄性不育、多花丝，6L-16。雄花不育，有花丝从雄穗小花中伸出，雌穗有过量的花丝。图为 si 果穗。



图47　Dt2——有斑点糊粉层，6L-40。控制 a1 座位基因的突变，使 a1或 a1－m 回复变为 A1，产生糊粉层的有色斑点。



图48　Pl1——紫株色，6L-45。与 AB 基因互作，产生不依赖日光的植株紫色素，其隐性 pl1 与 AB 互作产生依赖於日光的红色素。左面为 ABpl 株，右面为 ABPl 株。



图49 sm1——橙红花丝，6L-55。sm与P^{rr}互作产生橙红花丝；与p互作，产生棕色花丝。左面为sm P^{rr}产生的橙红色花丝。

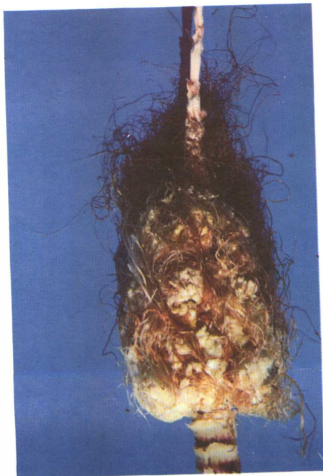


图50 pt1——多型穗，6L-56。雌小穗组织能不定形地增生，产生不规则生长的雌穗和雄穗。图为pt雌穗。

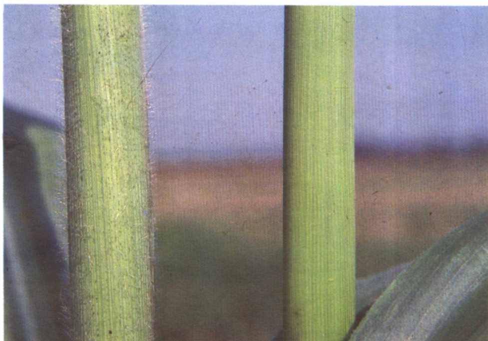


图51　Hs1——多毛叶鞘，7S-0。显性突变，使叶鞘上长出多量较长的茸毛。左边为Hs株。



图52　o2——不透明胚乳，7S-16。粉质胚乳，在反射光下色泽发暗，在透过光下表现不透明，胚乳中赖氨酸含量比正常玉米高出70％以上。右面二行为o2子粒。



图53　ra1——多分枝穗，7L-32。雌穗和雄穗多分枝，雄穗呈圆锥状。图片所示为ra1雌穗。

图54　gl1——光叶，7L-36。幼苗叶片角质层蜡质发生变化，叶面光亮，易沾水滴，右边为gl1幼苗。





图55　Tp1——大刍草型株，7L-46。植株多分蘖，窄叶片，有很多小而被长稃片包起来的果穗；单轴雄穗。



图56　ij1——衣屋日本型条纹叶，7L－52。诱发叶绿体基因突变，使叶片出现白色条纹，因而是细胞质遗传的。



图3 P1——果皮和穗轴色，1S-26。包括一系列复等位基因。P^{ww} 白果皮穗轴，P^{wr} 白果皮红穗轴，P^{rr} 红果皮红穗轴，P^{mo} 镶嵌果皮和穗轴，P^{vv} 花斑果皮和穗轴。自左至右分别为 P^{ww}、P^{wr}、P^{rr}、P^{mo} 和 P^{vv} 的表现型。



图4 hm1——感染圆斑病（*Helminthosporium carbonum*），1L-64（L代表染色体长臂，下同）叶片上出现失绿的椭圆型病斑，果穗上出现大团黑色子实体。图为感病的果穗。



图57 pn1——纸状颖片，7L-112。雌穗和雄穗都产生长而薄纸状的颖片。图为pn果穗，部分籽粒被包住。



图58 Dt3—— 有斑点糊粉层，7L，位置未定。象Dt1（图62），控制a1座位的回复突变，使糊粉层出现有色斑点。图为Dt3dt3的自交穗。



图59　v16——黄绿苗，8L-14。表现型象v1(图69)，淡黄绿色幼苗，但变绿较慢。右面为 v16 幼苗。

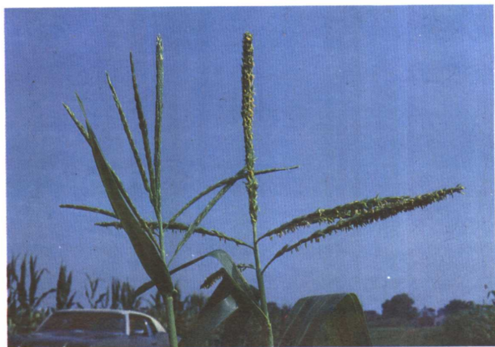


图60　ms8——雄花不育，8L-28。小孢母细胞退化，花药不外露，雄花不育。左面为 ms8 雄穗。



图61 j1—日本型条纹叶，8L-42。叶片、叶鞘和苞叶上产生变化不定的白色条纹，但幼苗不表现。



图62 Dt1—有斑点糊粉层，9S-0。能在a1无色糊粉层背景上产生有色斑点，在棕色植株(aBPl)背景上产生有色斑块。图为Dt1dt1的自交果穗。



图63 wd1—— 白色缺失，接近yg2。短臂最顶端半个染色钮的缺失。纯合体为白苗。图为wd wd加上带有Wd的一个环形染色体。由於环形染色体在细胞分裂中经常丢失，因而产生许多白色条纹。



图64　C1—— 有色糊粉层，9S-26。是糊粉层色素的一个互补基因。图为 $C_1c_1 \times c_1c_1$ 的测交果穗。

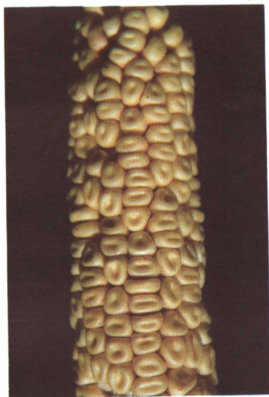


图65　sh1 —凹陷胚乳，9S-29。籽粒在乳熟期膨胀多水，成熟时种子塌陷，从顶部往里凹，形成一个光滑的圆坑。



图66　bz1——古铜株色，9S-31。使紫色糊粉层变成灰棕色，紫色植株变成红棕色。bz1 花药在紫外光照射下产生亮黄荧光。图为Bz1bz1的自交穗，bz1 为棕色粒。

图67 wx1——糯质，9S-56。花粉和子粒的淀粉全部变成糯性支链淀粉。与稀碘液反应，产生棕红色。胚乳不透明，呈坚硬的蜡质结构。图为 Wxwx 自交穗，不透亮显棕红色的为 wx 粒。

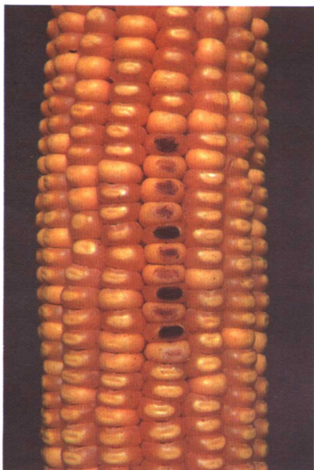


图68 为 Wxwx 植株的花粉粒，用稀碘液染色，大约有 1/2 为棕红色的 wx 花粉粒。

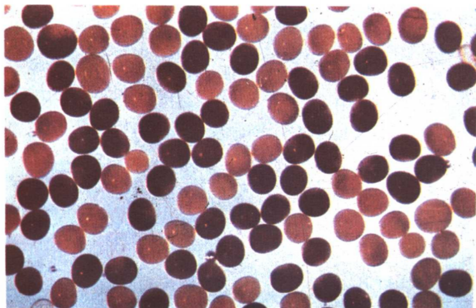




图69　v1——黄绿苗，9L-63。幼苗淡黄，近白色，但变绿很快。 左面为v1苗。



图70　Rp1——抗锈病，10S-0。显性，抵抗锈病（*Puccinia sorghi*）。图为rp1的感锈叶片。



图71 oy1——油黄苗，10S-12。幼苗呈油浸状浅黄绿色，可以持续到成熟。右面为oy1幼苗。

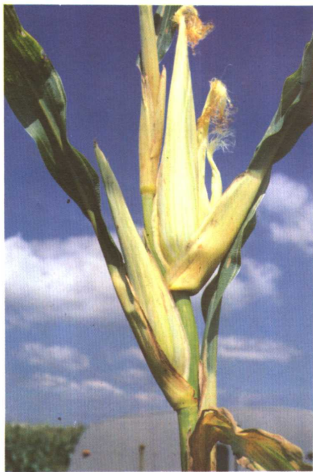


图72 g1——金黄色株，10L-47。幼苗和成株出现特征性的金黄颜色，以开花期的叶鞘最明显。图为抽丝后的 g1雌穗部位。



图73 R1一糊粉层和植株色，10L-61。该座位有若干个等位基因分别控制糊粉层、花药、花丝、幼苗基部、支持根、叶片和果皮等部分的花青素形成。图为R_1r_1自交果穗。

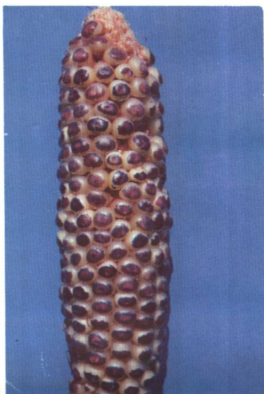


图74 R1等位基因之一R^{nj}的纯合果穗。R^{nj}只使玉米子粒的顶部和胚部产生色素，象一个有色帽子，称为纳沃霍花纹。



图75　R1 等位基因之一 R^{mb} 杂合体 $R^{mb}r$ 的自由授粉果穗。R^{mb} 使糊粉层产生大理石状斑纹。



图76　另一个 R1 等位基因 R^{st} 的表现型，在无色糊粉层背景上出现许多有色斑点。



图5 br1——短节间，1L-81。节间缩短，叶片硬而直立，喷赤霉素液后无反应，节间不会伸长。



图6 Vg1——退化颖片，1L-85。显性突变。雌、雄花序小花的颖片退化，左面为带Vg基因的果穗，右面为正常果穗。



图77　R1的两个等位基因 R^g 和 R^r 在花药上的表现。红花药为 R^r，绿花药为 R^g



图78　sr2 ——条纹叶，10L-95。性状表现象 sr1（图1），使叶片上出现宽窄不定的白色纵条纹。

图7　an 1——雌穗上长花药，1 L-104。雌穗两性化，叶宽而短，雄穗分枝少，对赤霉素敏感。图为长满花药的 an 1 雌穗。



图8 Kn 1—打结叶，1 L-(128)(括弧表示基因定位资料尚不充分)，显性突变，引起叶子维管束分散的增生，增生部分呈结状。





图9　D8——矮生，1L-133。显性突变，植株极矮，叶片簇生，雄花和两性花同株，对赤霉素敏感。



图10　gs1——绿条纹叶，1L-135。叶片主要维管束之间出现淡灰绿色条纹，易枯萎。左边为gs1叶片。



图11　Ts6——雄穗结实，1L-158。显性突变，雄穗完全雌穗化，成熟时雄穗上着生不规则排列的子粒。



图12　bm2——棕叶脉，1L-161。能使叶鞘、中脉和叶片的维管上形成棕色素。右面为bm2叶片。



图13 ws3—白叶鞘，2S-0。使叶鞘、苞叶和茎秆产生很少叶绿素，近於白色，但叶片仍为正常绿色。



图14 al1—变白叶片，2S-4。引起叶绿素无规律的变化，某一部分为白色，另一部分为绿色。图中 al 株也具有 ABPl 基因型，故茎秆呈现紫色。



图15　lg 1——无叶舌，2S-11。植株不产生叶耳和叶舌，叶片与茎秆夹角小，叶上冲。



图16　sk 1——无花丝，2S-56。雌穗不产生花丝，是纯合致死因子。

目　录

前言
一、玉米生活史……………………………………………… 1
（一）世代交替与花粉直感……………………………………… 1
（二）剂量作用与异受精……………………………………… 3
（三）基因多效性与细胞自主性……………………………… 4
二、玉米染色体……………………………………………… 5
（一）染色体的形态……………………………………………… 5
（二）异10染色体 ……………………………………………… 6
（三）B染色体………………………………………………… 9
（四）减数分裂过程……………………………………………… 11
三、玉米染色体结构变异………………………………… 15
（一）染色体缺失……………………………………………… 16
（二）染色体重复……………………………………………… 16
（三）染色体易位……………………………………………… 17
（四）染色体倒位……………………………………………… 20
四、玉米染色体数量变异………………………………… 23
（一）整倍体…………………………………………………… 23
（二）非整倍体………………………………………………… 25
五、玉米遗传因子与基因连锁图………………………… 26
（一）遗传因子………………………………………………… 26
（二）基因连锁群与连锁图…………………………………… 45
六、玉米突变基因的类别和功能………………………… 46
（一）种子的结构和形态……………………………………… 46
（二）花青素、叶绿素和胡萝卜素的产生和变化…………… 49
（三）植株形态………………………………………………… 55

（四）繁殖器官的形态结构…………………………………… 57
（五）对光周期的反应………………………………………… 57
（六）叶面角质层的变化……………………………………… 57
（七）幼苗和花药的荧光特性………………………………… 58
（八）影响酶特性的生化突变………………………………… 58
（九）对病害的反应…………………………………………… 59
（十）对雌雄配子体的发育和育性的影响…………………… 60
七、玉米基因表达与突变的调节控制系统………………… 60
（一）Dt 系统 ………………………………………………… 62
（二）Ac-Ds 系统 …………………………………………… 62
（三）Spm 系统……………………………………………… 63
八、玉米副突变…………………………………………………… 64
九、玉米核外遗传………………………………………………… 65
彩色图版

在高等植物中，对玉米的遗传研究是最充分的。作为遗传研究材料，玉米具有许多其它植物难以相比的优点。它的遗传变异十分丰富，特点鲜明。它的雌雄花序又是分别着生，便于控制授粉；每个授粉果穗可以产生几百个子粒，有利于后代的遗传分析。除此之外，玉米的染色体数目相对较少，减数分裂粗线期各条染色体的个体性清楚，适合于细胞学分析。因此，玉米的遗传研究，在阐明一些基本的遗传原理方面，曾做出过重要贡献。以玉米作材料进行分子遗传学研究，也有许多方便之处。生物界普遍存在的、对遗传变异和个体发育过程有重要控制作用的转座控制因子，也是首先在玉米中发现的。

一、玉米生活史

（一）世代交替与花粉直感

玉米生活史被看作被子植物的典型代表。它包括一个二倍染色体数（$2n$）的孢子体世代和一个一倍染色体数（$1n$）的配子体世代。两个世代轮翻交替（图 1）。从授精作用完成产生受精卵和胚乳核，进而发育为玉米种子，由种子再长成一个玉米植株，都属于孢子体世代，染色体数为 $2n$。在植株发育到一定的阶段，分化出雌雄花序。雄花花药中的小孢母细胞和雌花胚珠中的大孢母细胞进行减数分裂，产生出具有单倍染色体数目的小孢子和大孢子，进入配子体世代。小孢子进

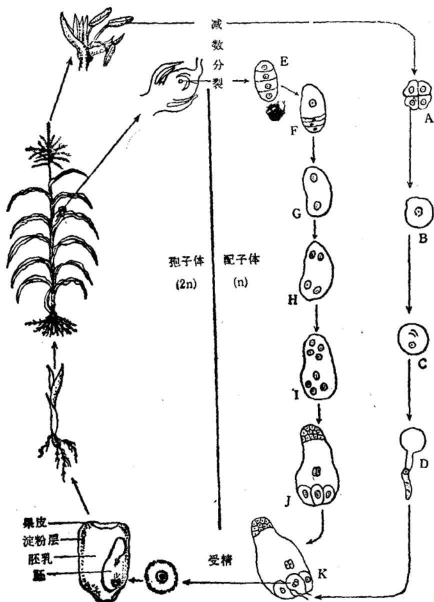


图1 玉米生活史

行一次有丝分裂，产生一个营养核(花粉管核)和一个生殖核。生殖核再进行一次有丝分裂产生两个精子。包括上述三个单倍体细胞核的花粉粒，是一个成熟的雄配子体。大孢母细胞

减数分裂后产生的四个大孢子，呈直线排列。靠近珠孔的三个大孢子退化萎缩，只有靠近胚珠基部合点处的一个大孢子继续发育，经过连续三次有丝分裂，变成一个具有八个单倍体核的胚囊，进而发育为雌配子体。

成熟花粉粒散落在雌穗花丝(柱头)上之后，就开始发芽，花粉管从芽孔伸出，穿入花柱，最后进入胚囊，释放出两个精子。一个精子与卵融合，形成二倍染色体数($2n$)的合子幼胚；另一个精子与两个极核结合，形成 $3n$ 胚乳核，完成双受精作用。

对于胚的遗传组成来讲，由父、母本各提供一套染色体。每一个基因座位都有两个等位基因，一个来自母本，一个来自父本。如果来自父本的基因带有显性性状，并且可以在种胚部分表达，那么在受过粉的子粒上，父本性状就会表现出来，这种现象叫花粉直感。$3n$ 胚乳核包括三套染色体，两套来自母本，一套来自父本。同样，每个基因座位有三个等位基因，两个来自母本，一个来自父本。胚乳性状的表现决定于它们之间的相互作用。如果来自父本的基因表现显性，则受粉当代的胚乳性状象父本，表现花粉直感或胚乳直感。玉米胚乳包括糊粉层和淀粉层两个组成部分。紧挨果皮的一层或数层细胞叫糊粉层，因为它们的蛋白质含量比较丰富，故也叫蛋白质层。糊粉层里面为淀粉层。玉米的糊粉层和淀粉层都存在着许多遗传变异，这部分变异大都表现花粉直感。

(二) 剂量作用与异受精

由于胚乳的三倍染色体性，一部分基因的表达取决于相对基因的剂量，这种现象叫剂量效应。例如，决定玉米淀粉层黄白色泽的 Y 基因，在胚乳中可能有四种基因型，即 YYY、YYy、Yyy 和 yyy，它们的表现型各不相同，可从黄色表达

的程度进行区分。它们的维生素A含量也不同，与Y基因的剂量呈直线关系。决定玉米胚乳粉质特性的一个基因 fl2，与它的等位基因 Fl 2 之间也不存在通常的显隐性关系。胚乳性状的表达取决于它们之间的比数，具有 fl 2 fl 2 fl 2 和 Fl 2 fl 2 fl 2 基因型的表现粉质胚乳，具有 Fl 2 Fl 2 Fl 2 和 Fl 2 Fl 2 fl 2 基因型的表现非粉质的硬粒或马齿型胚乳。所以，Fl 2 Fl × fl 2 fl 2 与 fl 2 fl 2 × Fl 2 Fl 2 的杂交组合，F 1 子粒表现型是不相同的。F 2 子粒分离比例是 1:1 而不是 3:1。引起糊粉层中 a 1⟶A 1 回复突变从而产生有色斑点的 Dt_1、Dt_2 和 Dt_3 基因也有剂量作用，回复突变频率与 Dt 的剂量呈指数关系。

在玉米授精过程中，一般来说，与同一个胚囊中的卵核结合的精子和与极核结合的精子都是来自同一个花粉粒，因而二者的遗传组成是一致的。但在个别情况下，与卵核和极核结合的精子可以来自不同的花粉粒，这种现象叫做异受精。若这些花粉粒带有决定不同遗传性状的基因，则胚和胚乳的性状表达就会有所不同。

（三）基因多效性与细胞自主性

有一些玉米突变基因可以影响两个或多个似乎互不相关的遗传性状。例如，母株发芽基因 vp 2、vp 5 和 vp 9 等，不仅能够阻止玉米种子的休眠，使其在未成熟的果穗上发芽，而且带有这些突变基因的种子都是白色的，长出的幼苗也是白色的。一组玉米矮生基因如 d 1、d 2、d 3、d 5、D 8 和 an 1 等，不仅可以使植株高度大为降低，而且能使雌花变成两性花。

从现象上看，绝大部分已知玉米突变基因都是细胞自主性的。也就是说，突变基因的功能只表现在带有突变基因的

细胞，并不向外扩散它的代谢产物，因而对邻近细胞和组织并无影响。与花青素合成、叶绿素合成和类胡萝卜素合成有关的基因以及影响胚乳淀粉性质的大部分基因都属于这一类。但也有极少数突变基因是非细胞自主性的，特别是对激素敏感的突变类型，如对赤霉素敏感的矮生系统就属于这一类。它们的基因代谢产物可以在细胞和组织间传递和扩散。

二、玉米染色体

（一）染色体的形态

细胞遗传学的许多重要发现是通过对玉米的研究获得的。玉米的基本染色体组只包括 10 条染色体。这 10 条染色体，不仅在体细胞有丝分裂中期可以根据染色体的形态特点加以区分，而且在其它生物难于进行观察的减数分裂粗线期，对玉米的 10 条染色体也可以根据染色体的相对长度、着丝粒的位置、染组的特点和位置、染色粒的分布样式以及紧靠着丝粒的染色体异染质化的程度等特点进行区分。由于粗线期染色体为 4 价体，同源染色体进行着紧密联会，并且已经纵裂为二，所以对许多涉及同源染色体配对和交换的细胞学和遗传学现象都可以进行有效的观察研究。玉米粗线期各条染色体鲜明的特点为细胞遗传学的研究提供了一个有效工具，它们的形态如图 2 所示。大部分特征，如染色体长度、着丝粒位置等，在不同玉米品系中表现是一致的，但是由异染质组成的染纽在数目、大小和位置上有较大的变化。有些品系不存在染纽，而另一些品系则每条染色体上都可能出现一个或几个染纽。同一位置上的染纽，不同品系间在大小上差别也很大。所以，一个特定品系的核型被确定之后，染纽便成为识别染色体的重要细胞学标志。

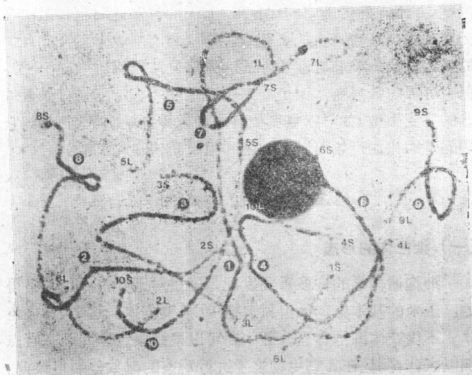
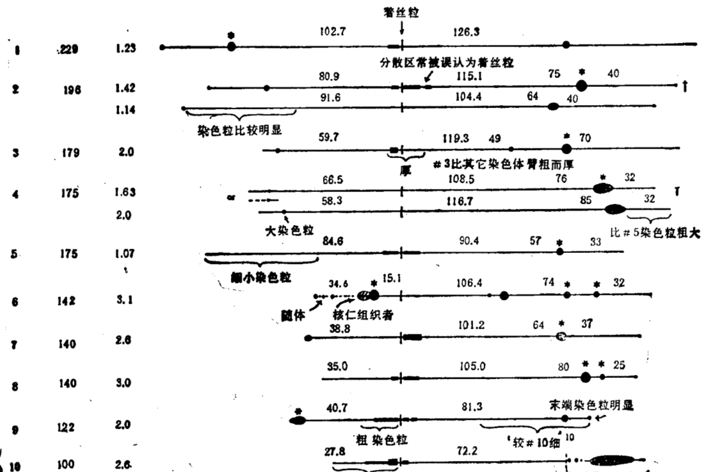


图2　玉米染色体

染纽是由额外的结构异染质所组成，它不含有通常意义上的基因，在遗传上是惰性的。图3是根据粗线期的特征而绘制的染色体直线图，所示的染纽是根据对大多数品系观察结果得来的。

（二）异10染色体

对全世界的玉米资源广泛的研究表明，尽管不同来源的品系在外部形态上差别很大，染纽组成也可能很不相同，但是10条染色体基本形态是相同的。只有一个例外，就是第10染色体有两种类型，一种普通的正常第10染色体和一种很少出现的异常第10染色体。它们的主要区别在于异10染色体的长臂末端有一个粗大的异染质区（图4）。当正常10与异10



着丝粒
分散区常被误认为着丝粒
染色粒比较明显
#3比其它染色体臂粗而厚
厚
大染色粒
比#5染色粒粗大
细小染色粒
随体
核仁组织者
末端染色粒明显
粗染色粒
较#10细
逐渐变薄的顶端
只有某些材料具有（如异10）
* 发现染钮超过50% 玉米族
† 第二、四染色体的更一般形态小点表示明显的染色粒

图 3　玉米染色体直线图

染色体的杂合体进行减数分裂时，异10染色体的异染质部分不能进行正常联会。异10染色体也引起一些不正常的细胞学现象和遗传行为。它可以使带有异染质的染色体在减数分裂后期产生新生着丝粒而提前趋向两极，并在遗传上引起雌配子的偏分离现象，从而使杂合体后代出现异常的分离比率。

(三) B染色体

玉米的基本染色体组为10，这10条染色体是任何有生



图4　玉米异10染色体粗线期

活力的配子所不可缺少的。同样，只有具有 20 条染色体的植株才能正常地生长发育。不过，有些玉米品系，体细胞染色体在 20 条以上。这些基本染色体组以外的染色体，称为额外染色体或超数染色体。为了便于区别，把基本染色体组中的染色体称为 A 染色体，把超数染色体称为 B 染色体。

玉米 B 染色体在形态上与 A 组染色体有所不同。它主要由结构异染质所组成，体积较小，在粗线期，它只有 A 组染色体中最小的染色体，即第 10 染色体的 1/2 多一点。它的着丝粒近于顶端，有一个完全由异染质组成的非常微小的短臂，而这个短臂又经常向长臂方向折叠，所以从外表上看，象是顶端着丝的。在长臂方向，紧挨着丝粒区域由异染质围绕，之后有一段常染色质，接着是几大段粗大的异染色质和一段很短的常染色质终端(图 5)。在体细胞中，B 染色体也很容易辨认，因为它最小，而且是顶端着丝的。

B 染色体与 A 组染色体没有任何同源性，在遗传上是近于惰性的，不带有孟德尔式基因，对个体生长发育也没有影响。但当 B 染色体在一个个体积累过多，例如超过 10 个，就能够引起一些异常现象，如减少育性、降低生长势等。

在减数分裂中，B 染色体的配对行为与 A 组染色体相同。但如果只有一条 B 染色体存在时，就有可能在减数分裂中丢失，或者靠机会进入后期 I 的一个细胞核。B 染色体在小孢母细胞第二次分裂行为是正常的，在小孢子第一次有丝分裂中，行为也是正常的，但是在小孢子第二次分裂时，两个 B 染色单体常常发生不分离，而进入其中一个精子细胞，产生一个有两个 B 染色体的超倍体精子和一个没有 B 染色体的亚倍体精子 (图 6)。 无论超倍体或亚倍体精子都是有功能的。但以这种花粉粒授粉，就会产生胚与胚乳染色体组成不一致的种子。具有 2 B 的精子与卵核结合的机会远远超过无 B 的



图5　玉米B染色体

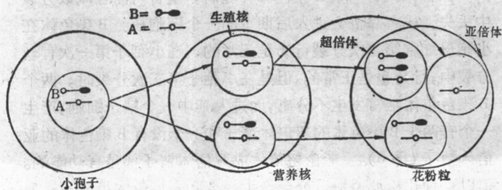


图6　小孢子第二次分裂中B染色体不分离

精子，这种竞争上的优越性叫做定向授精。定向授精使B染色体增加的作用弥补了B染色体在减数分裂中的落后消失作用和对个体的有害作用，从而保持B染色体在自然群体中的平衡。

（四）减数分裂过程

减数分裂发生在小孢母细胞和大孢母细胞。现以小孢母细胞为例说明如下：

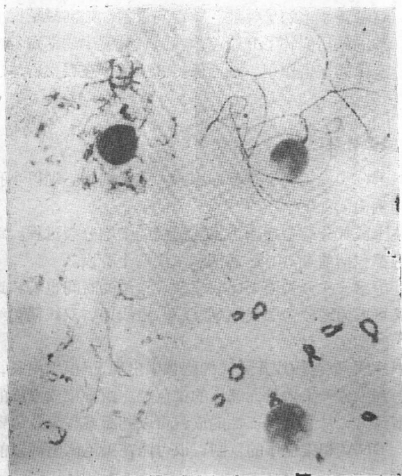
整个减数分裂包括两个相互衔接的细胞分裂过程。每一次分裂都包括前期、中期、后期和末期四个阶段。

其中第一次分裂前期比较复杂，持续的时间也长。这个时期又可人为地分为细线期、偶线期、粗线期、双线期和终变期5个时期：

细线期，染色质线开始在细胞核中出现，但很细很长，也可以看到染色丝上大量而细小的染色粒。由异染质组成的染纽清晰可见，从它的特征性的位置可以判断某些染色体臂的存在。DNA和染色体的复制，很可能在染色体出现以前已经完成。

偶线期，这一时期的主要细胞学事件是同源染色体进行联会。如果每一条同源染色体已经完成复制，产生了两条姊妹染色单体，则每对联会中的同源染色体就包括4条染色单体，叫做4价体。在偶线期，染色体节段互换和基因交换可能也已经发生。这时的染色线仍旧相当长而且缠的很紧，因而进行细胞学分析十分困难。

粗线期，在同源染色体完成配对之后，就开始进入减数分裂最主要的时期——粗线期。由于染色体的缩短加粗，玉米粗线期染色体的个体性非常清楚。可以根据它们的相对长度，着丝粒的位置，染色粒的分布，染纽的大小和位置以及紧挨着



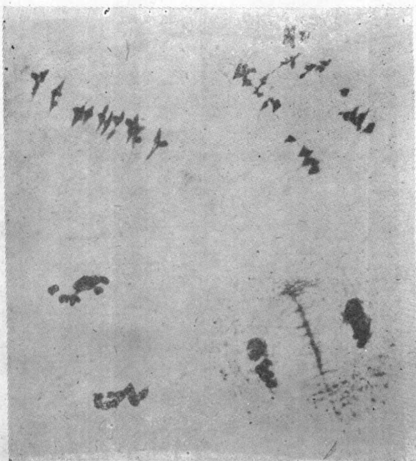
细线期(左上),粗线期(右上),双线期(左下)和终变期(右下)

图7 玉米减数分裂

丝粒区异染质的大小和特点把10条染色体一一区别,依其长度进行排队。最长的为第一染色体,最短的为第10染色体。第6染色体短臂上的核仁组织者总与核仁相连,可以作为识别第6染色体的标志。

在粗线期,非同源染色体的着丝粒常常会粘连在一起。同样,各染色体上的染纽也会进行相互连合,说明它们的专化性不强。

双线期,从粗线期进入双线期,染色体进一步缩短加粗,



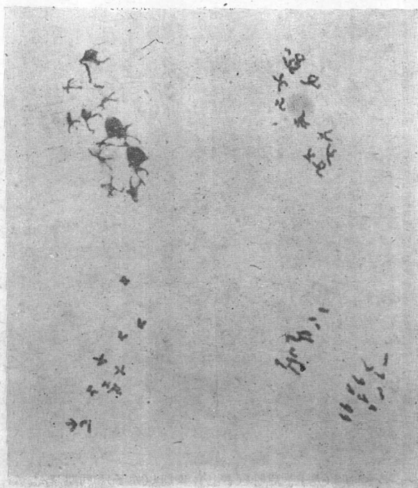
中期Ⅰ(左上),后期Ⅰ(右上),末期Ⅰ(左下)和间期Ⅱ

图7 (续)

同源染色体因相互排斥而彼此分开，但在非姊妹染色体发生互换处仍旧相连,形成染色体交叉,而两个交叉之间出现张开的环状结构。

终变期,染色体继续缩短加粗,交叉端化，同源染色体只在远端相连,并且高度分散。这时对染色体计数最为方便。终变期结束时,核膜核仁消失,纺锤丝形成。

中期Ⅰ　缩短到最大限度的同源染色体4价体移动到纺锤丝的中间区,即赤道板,并以特定的方式进行排列，同源染色体开始互相排斥,只有两臂远端相连,着丝粒朝向两极。



早前期 II（左上），晚前期 II（右上），中期 II（左下）和后期 II（右下）

图 7 （续）

后期 I　在纺锤丝的牵引下，同源染色体彼此分开，移向两极。每一个同源染色体都是二价体，包括两个姊妹染色体或染色单体，它们的两臂因相互排斥而分开，但在着丝粒处依旧相连。从中期 I 到后期 I 的过程，是减数分裂从二倍染色体数到一倍染色体数的减数过程。

末期 I　移动到两极的染色体开始集中。每个二价染色体臂看起来都象一块染色质团。它们形成一个新的细胞核。在原赤道板处出现新的细胞板，把性母细胞分割成为两个子

细胞。而后染色体很快开始伸长，进入第二次分裂前短暂的分裂间期。

前期II 二价染色体开始缩短，个体性愈来愈清楚。每条染色体的4个染色单体臂因相互排斥而相互张开，只在着丝粒处相连，呈x形状。

中期II 核膜核仁消失，纺锤丝出现，二分染色体移向赤道板，尚未分裂的着丝粒在赤道板上排列起来。在中期II结束时，着丝粒纵裂为二。每个染色单体都有了自己的着丝粒。

后期II和末期II 着丝粒纵裂后的染色单体，在纺锤丝的牵引下趋向两极，伸长变细，核仁重现，核膜形成，并且细胞质也进行分裂。一个小孢母细胞经过减数分裂产生出4个具有单倍染色体数的小孢子。每个小孢子都可以发育成一个有功能的花粉粒。

在大孢母细胞中进行的减数分裂，染色行为与小孢母细胞中的情形是相同的。但产生的4个大孢子呈直线排列，其中三个退化，只有靠近胚珠基部的一个大孢子才能继续发育，变成有功能的雌配子体。

三、玉米染色体结构变异

由于玉米减数分裂粗线期染色体个体性清楚，易于细胞学观察，所以有关玉米染色体结构变异的资料远比其它作物丰富。

结构变异包括染色体缺失、染色体重复、染色体易位和染色体倒位四种类型。

(一) 染色体缺失

染色体缺失是指部分染色体节段的丢失。染色体断裂之后，在重新接合过程中，如果部分染色体节段没有被包括进

去，就造成缺失染色体。除此之外，杂合易位体的邻近两染色体分离也产生带有缺失(和重复)染色体的配子。在杂合倒位体的倒位圈内发生染色体互换，不论臂内或臂间倒位，也都能引起染色体缺失。

通过粗线期可以对杂缺失染色体进行观察。中间缺失能产生不能配对的缺失圈，顶端缺失要通过细胞学的标志对不配对的单股染色体加以辨认。

缺失在细胞遗传研究上起的作用有限。因为较大的缺失通过雌雄配子都不能传递到后代。但在人工条件下，对个别特殊的缺失也能保留。例如麦克林托克 (McClintock, B.) 所获得的包括第 5 染色体部分短臂和着丝粒的缺失。缺失部分形成一个环状超数染色体。这个环状小形染色体可以与其它染色体同步分裂，传递到后代。也可能在个体发育过程中部分或全部丢失，而形成纯缺失后代，从而导至局部的突变性状出现。当用 *X* 射线处理带有显性标记性状的花粉，而后给隐性测验种杂交，如果后代出现了隐性性状，说明该基因所处的染色体区段可能发生了缺失。当然，微小的缺失和基因内部的点突变很难从遗传效应上进行区分，这要通过对配子体的致死性、传递率等细胞遗传学手段来判断。

(二) 染色体重复

无论是碱基序列、基因或染色体节段在进化过程中都有可能额外的增加或发生重复。

非同源染色体间的联会和交换说明染色体组内存在着节段重复。单倍体玉米减数分裂时有非同源联会发生，并且能发生互换，产生出相互易位。威伯 (Weber, D.F.) 和亚历山大(Alexander, D. E.) 通过对单倍体互换得到易位进行细胞学分析，证明在玉米染色体组中，至少存在着两个重复。玉

米中的复合基因座位如R和A座位等都是由前后顺接重复组成。这些重复段的 DNA 序列是完全相同的。通过运用与这些座位密切连锁的标记基因，证明它们的等位基因之间可以发生非对称的联会和交换,从而产生出新的等位基因。

运用 RNA-DNA 杂交技术,菲利普斯 (Phillips, R. L.),等人证明编码 18 S 和 28 S 的核糖体 RNA 基因，在核仁组织区有上千个拷贝存在。在着丝粒附近的异染质区,DNA 序列也是高度重复的。高度重复、中等重复和完全没有重复的基因,在遗传功能上是不同的。信使 RNA 主要由无重复基因所合成,中度重复基因可能与基因作用的调节有关,而高度重复基因的功能还不完全清楚。

(三) 染色体易位

非同源染色体的节段互换叫易位或相互易位。当两条非同源染色体断裂之后,新鲜断头具有某种"粘性",在多数情况下,两个断头会重新连接,使染色体复原。在偶然情况下，非同源染色体可以连接起来,产生出两条相互易位的染色体。每条染色体具有一个着丝粒，带有一段非同源染色体和相应的一串连锁基因。

玉米自然群体里偶然也能发现自发易位，但目前美国玉米合作社所积累的上千份经过细胞遗传学详细研究的易位都是通过电离辐射得到的。

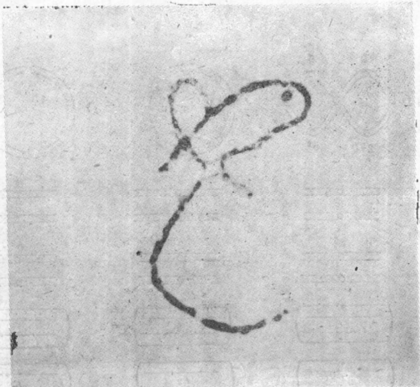
易位断点在染色体上的分布也不是随机的，大部分发生在异染质区，尤其是接近着丝粒的异染质区。另一个有趣的现象是,一旦一条染色体在着丝粒处发生断裂,另一条染色体也会在着丝粒处发生断裂，从而产生一个通过着丝粒的相互易位。

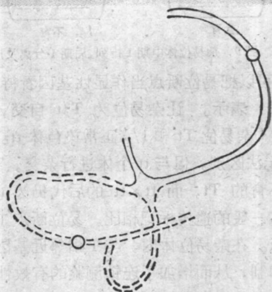
对易位断点的确定要在减数分裂的粗线期进行。一株杂

易位体，包括两条正常染色体和两条易位染色体。在粗线期，由于同源染色体联会的结果，就会出现一个十字形的联会图象(图 8)，如果同源联会是严格的，则十字形的中心就是易位断点所在。不过伯恩海姆 (Burnham, C. R.) 和麦克林托克等都曾发现过非同源联会现象，十字形中心不稳定，这就为判断准确的易位断点带来困难。十字形 4 个臂的长度取决于断点位置。两个方向相反的臂带有着丝粒，从着丝粒到易位断点之间的染色体节段叫做中间区。如果两个断点都靠近着丝粒，中间区很难发生交换，而每个臂都可能发生 1 个或几个交换，这样的易位在终变期往往形成由四条染色体组成的张开环状结构。如果中间段较长，中间段也可能发生交换，终变期的四个染色体可能形成 8 字形结构。如果一条染色体的易位段太短，就有可能不进行联会或者不发生交换，终变期可能出现一个由 4 条染色体组成的链状结构；而如果两条染色体的易位段都很短，这样杂易位终变期就难以识别，因为它们都可能不发生联会或交换而形成 10 个正常的二价体。

4 价体环在中期 I 的赤道板上有两种排列方式，一种为张开环，另一种为扭曲环，即 Z 形排列。这两种排列方式的后果是很不相同的。假定我们有一个涉及第二和第 5 染色体的杂易位，它包括 2 和 5 两个正常染色体和 2^5 和 5^2 两个易位染色体。它们的环状结构为 $2-2^5-5-5^2$。中期 I 如果以张开环排列在赤道板上，后期 I 就发生临近式分离，产生出四类配子，分别为 2 2^5、5 5^2、2^5 5 和 5^2 2。这四类配子都带有染色体缺失和重复，因而是不能成活的。如果以扭曲环排列在赤道板上，后期 I 发生交替式分离，产生 2 5 和 2^5 5^2 两类成活配子(图 9)。由于环形排列与 Z 形排列各占 1/2，所以杂易位体具有半不育性。

由于杂易位能够引起花粉和胚珠的半不育性，因此，在遗





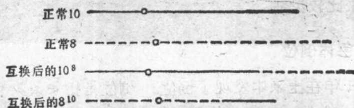


图8 T 8—10 粗线期染色体联会

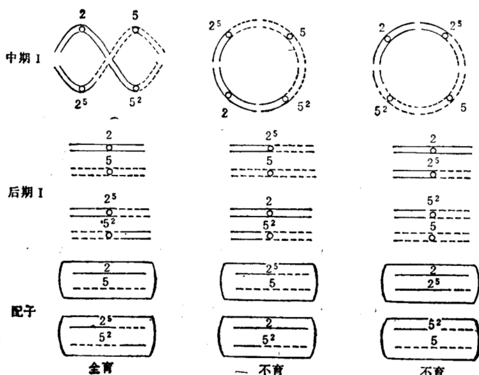


图 9　杂易位体中期 I 排列、后期 I 分离及产生的配子类型

传上，可以把易位断点当作显性基因看待，以 T 表示，正常染色体以 t 表示。让杂易位为 T/t 自交，会产生 1/4 纯易位 TT，2/4 杂易位 Tt 和 1/4 正常染色体 tt。Tt 表现半不育，TT 与 tt 无法区别，但与 tt 个体进行杂交，TT×tt 的后代全部为半不育的 Tt，而 tt×tt 的后代仍为 tt，育性表现正常。

和一般的遗传标记相比，易位断点 T 在遗传研究中有许多优点。在杂易位体内，与 T 相邻近基因的连锁强度受到明显的抑制，从而增加了连锁测验的有效性。同时我们可以人为地对那些无发现标志基因的染色体节段用易位进行标志，应用起来比较灵活。

（四）染色体倒位

1931 年在玉米中发现了倒位。倒位是指一条染色体发

生断裂，但在接合过程中，前后位置发生颠倒。分臂内倒位和臂间倒位两种类型。臂内倒位的倒位段染色体发生在一个染色体臂之内，而臂间倒位的倒位段染色体发生在两臂之间，包括着丝粒在内。臂内倒位对染色体形态影响不大，而臂间倒位改变了着丝粒的位置。

无论臂内倒位或臂间倒位的杂合体，在减数分裂粗线期，由于同源染色体相互联会的结果，都会出现环状的形象，称为倒位圈(图 10)。如果在倒位圈内发生交换，在以后分裂时期

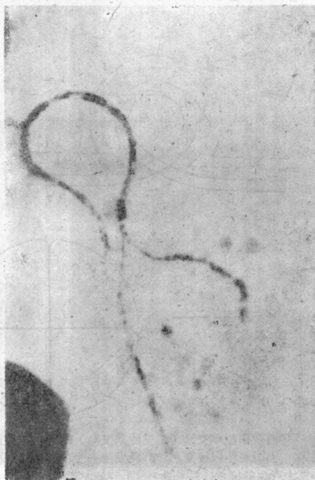


图 10　倒位粗线期照片

的细胞学形态就会很不相同。无论是单交换或三线双交换发生在倒位圈内，都能产生具有双着丝粒的染色体和没有着丝粒的染色体。在后期 I，前者形成染色体桥，而后者形成落后的染色体断片（图 11）。染色体断片在以后分裂期中常常消失，而染色体桥在后期 I 断裂之后也会产生缺失和重复染色体，因而产生不育配子。臂间倒位圈内发生单交换或三线双交换也产生带有缺失和重复染色体的细胞，但没有双着丝粒染色体和无着丝粒染色体形成，故后期 I 没有桥和断片。带有缺失和重复染色体的配子是不育的，所以无论臂内或臂间倒位都有部分不育性。

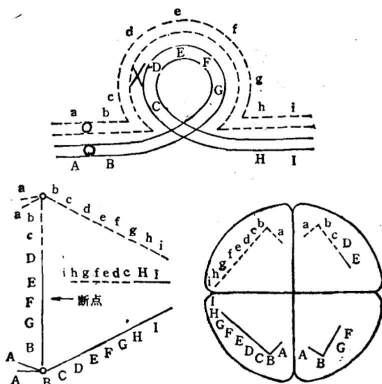


图 11 臂内杂倒位单交换（或三线双交换）的细胞学和遗传学后果。上图表示粗线期在 cd 段发生一个单交换，中图表示后期 I 产生的染色质桥和断片，下图表示产生的四分孢子，一个孢子带有倒位染色体，一个带有正常染色体，另外两个带有缺失染色体。

由于倒位的有害效应，因而在玉米群体里很难保留下来。在遗传研究上倒位象易位一样可以作为显性基因标志（In），其表现型效应为部分不育性。这对那些缺少遗传标志的染色体臂如第8染色体短臂等有意义。倒位也可以作为改变染色体形态的工具。此外，由于杂倒位交换后的配子是不育的，因此在遗传研究上，可以把倒位视作一个抑制因子。

四、玉米染色体数量变异

（一）整倍体

普通玉米配子染色体组（n）包括10条染色体，体细胞具有两个染色体组（$2n$），包括20条染色体。在自然和人为条件下，玉米染色体数目可以发生各种变化。以基本染色体组 n 为基数的变化称为整倍体。体细胞中只具有一个染色体组的称为单倍体，具有两个染色体组的称为二倍体，具有三个或三个以上染色体组的称为多倍体。

自然发生的玉米单倍体几率很低，在1/1000至1/2000之间。单倍体玉米的细胞核和细胞都比二倍体小，植株也细弱矮小，但可以正常生长。大部分玉米单倍体是由雌性单性生殖所产生，由异常双受精作用造成的。来源于花粉管中的两个精子，一个与极核结合，产生正常的 $3n$ 胚乳，另一个因某种原因而消失，未受精的卵细胞发育为单倍体的幼胚。

由雄性单性生殖产生单倍体玉米的机率极低，约为20万分之一。它的产生也是由于双受精作用异常之故。精子与极核结合也是正常的，但卵核以某种原因消失，精核取而代之，发育成单倍体胚组织。

单倍体发生的频率受父母本遗传组成的影响。不同品系或品种产生单倍体的频率有很大的差别。克米凯（Kermicle，

J. L.）曾经发现一个不定配子体突变基因 ig，以这个基因的纯合体作母本，可以诱发高达3%的雄性单性生殖单倍体。玉米遗传育种学家正在利用 ig 基因的这一特性进行细胞质雄花不育自交系的快速转育。

通过特定的遗传设计来大量筛选单倍体，就可以大大加快玉米自交系的选育。遗传学家曾经发现了一些特定的单倍体测验种，例如 R^{nj} 基因，它可以同时在糊粉层和盾状体（胚）得到表达，产生有色玉米顶冠和有色盾状体。以 R^{nj} 材料作父本与被测品种受粉，凡是同时具有有色顶冠和有色盾状体的 F_1 子粒，一定是正常双受精的产物，而只具有有色顶冠和无色盾状体的子粒就可能是单倍体。通过对单倍体进行染色体加倍就可以获得纯合的 $2n$ 自交系。

具有3个染色体组的个体为三倍体。自然界大都由不减数的 $2n$ 卵子与 $1n$ 精子结合而获得。利用四倍体个体与二倍体个体杂交是人工获取三倍体的最有效的方法。利用不联会基因 as 和伸长基因 el 能够产生较高频率的不减数配子的特性，也可以得到三倍体。

由于三倍体的每一条染色体都由3条同源染色体组成，在减数分裂中，它们大部分形成三价体，也有少量形成二价体和单价体。后期 I 同源染色体随机分离的结果，使三倍体产生的大部分孢子染色体数都是不平衡的，因此，无论是花粉或胚珠都存在着高度不育性。三倍体植株无论进行自交或与 $2n$ 株杂交，结实率都非常低。从三倍体的后代可以分离出各种类型的非整倍体。

自然发生四倍体（$4n$）玉米的可能性很小。1932年伦道夫（Randolph, L. F.）通过高温处理受粉后24小时的雌花序，第一次诱发了玉米四倍体。后来，亚历山大（Alexander, D. E.）使用伸长基因 el，得到了许多四倍体品系。

四倍体玉米的形态和二倍体相似，但叶片肥厚、茎秆茁壮、雄穗发达、花粉和子粒都比二倍体大得多。由于每条染色体都包括了4条同源染色体，在减数分裂中，它们可以形成四价体、两个二价体，在少数情况下，也能形成一个三价体和一个单价体。所以四倍体后代的染色体数目并不都是40条，而是在37至42条的范围内波动。四倍体的结实率也比二倍体低。

（二）非整倍体

在2*n*染色体数的基础上增加一条或几条染色体的个体称为超倍体，减少一条或几条的称为亚倍体。只增加一条额外染色体（2*n*+1）的个体叫三体。根据额外染色体的类型，又可把三体进一步分为初级三体、次级三体、三级三体和顶端三体四种类型。

初级三体是指2*n*个体多了一条完整的染色体。玉米有10条染色体，因而有10种不同的初级三体。它们大都是从三倍体后代中分离出来的。带有三体的子粒通常比2*n*子粒小一些，营养体也没有2*n*株壮。还有一些其它表现型特征可供识别。特别是三体5、三体7和三体8更为明显。三体5植株矮化，叶子宽而厚；三体7叶窄而硬；三体8植株细弱，早熟。

初级三体在细胞遗传研究上是很有用的。位于三体染色体上的基因杂合体（如AAa或Aaa）无论是自交或测交，后代的显隐性分离比例都明显地不同于二体（如Aa）的分离比例。因而三体可以用来测定未知突变基因所属的染色体。

在2*n*基础上增加一条等臂染色体的叫做次级三体。因为每条染色体都可以产生两个等臂染色体，理论上玉米应当有20个次级三体。但到目前为止，只分离出了4个次级三

体。它们是第 5 染色体短臂等臂三体、第 10 染色体长臂等臂三体以及第 6 染色体的长臂和短臂等臂三体。

三级三体是指额外的一条染色体来自不同的同源染色体，这种染色体都是通过易位产生的。由于易位可以发生在染色体的任何部位，所以三级三体的数目可以是无限的。大量的三级三体是从杂易位体的后代中分离到的。因为在减数分裂后期 I ,某些四价体易位环可以发生不分离,进入一个孢子。三级三体在细胞遗传上也可以用来确定基因所属的染色体。

在 $2n$ 基础上少了一条染色体的个体为单体。单体植株能够产生 n 条染色体和 $n-1$ 条染色体的配子,而 $n-1$ 条染色体的配子在玉米中是不能成活的，所以即使获得了单体个体,在玉米中也很难进行繁殖和保存。

五、玉米遗传因子与基因连锁图

(一) 遗传因子

迄今为止已经发现了由单位基因决定的遗传变异不下 1000 个。但得到广泛证实并经过等位性以及多效性严格测验的不超过 350 个。把已经得到充分证明的遗传因子顺序排列出来,并对它所决定的性状给予扼要的描述,对于从事玉米遗传育种研究或从事遗传教学工作者或许有一定的参考价值。但是有些基因的表达不仅受遗传背景和个体生理状况的影响，而且外界环境条件也对突变性状的表达有重要作用，例如,不同的黄绿苗突变对温度和光照的反应就十分不同,这些差别有时难以用准确的字眼进行描述。 本书附录了 78 幅玉米突变性状的彩色照片,可以部分弥补叙述的不足。

表 1 列出了突变基因的名称、代表符号、基因在连锁图上

表 1　突变基因的名称、代表符号、基因连锁图上位置和表现型

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表　现　型
无花青素(彩图 27-28)	a1	3L-127	无色糊粉层、绿株或棕株，与 P-RR 产生棕果皮
无花青素(彩图37)	a2	5S-35	像 a1，但与 P-RR 产生红果皮
花青素	a3	3L-111	在叶鞘、茎秆和苞叶上产生红色素，类似于 B1，但表现隐性
激活因子	Ac1		转座因子，调节 Ds 活性。
激活因子	Ac2		bz2-m 的控制因子
粘着的	ad1	1L-108	幼苗叶片、雄穗分枝以及在偶然情况下顶部叶片会粘着在一起
乙醇脱氢酶	Adh1	1L-(128)	电泳迁移率，有杂种带产生，未发现等位基因
乙醇脱氢酶	Adh2	4S-46	电泳迁移率
乙醇脱氢酶调节因子	Adr1		
无第一次分裂	afd1		以有丝分裂代替减数分裂的第一次分裂
直链淀粉扩充者	ae1	5L-57	种子光滑，胚乳无光泽，直链淀粉含量高
无向地性	agt1		初生根对地心引力不发生反应
正在变白的(彩图 14)	al1	2S-4	叶绿素发育异常，灰黄胚乳
组蛋白 Ia	alh1	1L-接近 bm2	电泳迁移率
alpha	alpha	3L-111	A1 的组成成分，灰色糊粉层，红棕色植株，与 P-RR 产生暗棕色果皮
无减数分裂	am1	5S-20	减数分裂不能进行，造孢组织退化
亮氨酸氨肽酶	Amp1	1L-接近 f1	电泳迁移率，无杂种带
亮氨酸氨肽酶	Amp2	1—?	电泳迁移率，无杂种带
亮氨酸氨肽酶	Amp3	5—近 bt1	电泳迁移率
亮氨酸氨肽酶	Amp4		电泳迁移率
α 淀粉酶	Amy1		电泳迁移率，无杂种带
β 淀粉酶	Amy2	5—接近 Cat1	电泳迁移率，无杂种带
雌穗上长花药(彩图 7)	an1	1L-104	矮生，雌穗上长花药，雄穗分枝少；对赤霉素敏感
酸性磷酸酶	Ap1		电泳迁移率
酸性磷酸酶	Ap2		电泳迁移率

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
酸性磷酸酶	Ap3		电泳迁移率
抗蚜虫	aph1		抵抗蚜虫
银色的	ar1	9L-62	黄绿苗，变绿很快
异常比率	AR		病毒侵染后比率失常
不联会	as1	1—56	减数分裂前期，同源染色体失去联会
无种子根	asr1	4S-19	缺少种子根
强花青素	Atc1	9-接近 wx1	在4—6片叶以后，叶片上有强花青素出现
有色株	B1	2S-49	植株的主要组织都有色素出现，有些等位基因也影响种子颜色
B染色体	Bchr		超数染色体
空秆(彩图26)	ba1	3L-80	不分化穗芽，大部分雄穗小花也不能产生
空秆	ba2	2-接近 ts1	像 ba1，但雄穗发育比较正常
分枝穗无花丝	bd1	7L-109	雌雄穗多分枝，无花丝
β	beta	3L-111	A1基因的组成成分，植株和糊粉层为紫色或红色，红色果皮
蓝色荧光	Bf1	9L-137	在紫外光照射下，纯合体幼苗，纯合或杂合体花药产生蓝色荧光
蓝色荧光	Bf2	10L-30	性状表达像 Bf1，但苗期表现荧光现象比 Bf1 早而且强烈
斑驳的	Bh1	6L-46	在无色糊粉层的背景上(c1)出现有色斑块
无小花	Bif1	8-近 v16	雌雄穗都没有小花分化
脆秆	bk2	9L-82	在4片叶以后，植株各部分都发脆
棕叶脉(彩图38)	bm1	5S-41	围绕叶片、叶鞘和中脉的微管束上，出现棕色色素
棕叶脉(彩图12)	bm2	1L-161	像 bm1
棕叶脉	bm3	4-近 su1	像 bm1
棕叶脉	bm4	9L-141	像 bm1
棕糊粉层	Bn1	7L-71	使糊粉层变成淡黄棕色
缩短节间(彩图5)	br1	1L-81	短节间，矮株，对赤霉素无反应
缩短节间	br2	1L	像 br1，但没有 br1 严重

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
缩短节间	br3	5	像 br1
空秆不育	bs1		
脆胚乳(彩图 39)	bt1	5L-42	成熟胚乳塌陷,呈棱角状,常常变得透明,脆弱易碎
脆胚乳	bt2	4S-67	像 bt1, ADP 葡萄糖焦磷酸化酶电泳迁移率异常。
脆节	btn1		
叶子灼焦	bu1		叶子现灼焦状,有时显水平烧焦带,在高温下表现强烈
短小株	bv1	5L-47	节间缩短,矮株
短小株	bv2		植株高度只有正常株的30—50%
古铜色(彩图 66)	bz1	9S-31	可以使紫色糊粉层和植株变成淡红棕色,花药有黄色荧光
古铜色	bz2	1L-106	像 bz1, 但花药无荧光
有色糊粉层(彩图 64)	C1	9S-26	糊粉层产生色素 c1 表示无色,C1-I 表示显性无色
无色糊粉层	c2	4L-117	使糊粉层无色,也减少植株色素
过氧化氢酶调节者	Car1	1S	提高过氧化氢酶的活性水平
过氧化氢酶	Cat1	5S-近 Mdh5	电泳迁移率,产生杂种带
过氧化氢酶	Cat2	1S	电泳迁移率,产生杂种带
过氧化氢酶	Cat3	1L	电泳迁移率
苯丙烯乙醇脱氢酶	Cdh1		电泳迁移率
卷曲打旋叶	Ce1		卷曲的叶片打旋生长
f12 互补因子	cf12		与 f12 基因发生互补
玉米草	Cg1	3S-23	窄叶片,高度分蘖
巧克力果皮(彩图 21)	Ch1	2L-155	深棕色果皮
叶绿素	cl1	3S-39	出现白苗或绿苗,决定于 Clm1 基因,灰黄胚乳
组蛋白 Ic	clh1		电泳迁移率
cl1 的修饰因子	Clm1	8	只对 cl1 幼苗起修饰作用,不修饰胚乳
簇生雄穗	Clt1	8	雄穗簇生,不同程度矮化,发育异常
叶绿体诱变者	cm1	10L-近 R1	象 ij1

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表　　现　　型
胞质雄性不育	cms-C		由母本传递雄性不育性，C类型
胞质雄性不育	cms-S		雄性不育性通过母本传递，S型，Rf3 能使育性恢复
胞质雄性不育	cms-T		雄性不育性通过母本传递，T型、Rf1 和 Rf2 使育性恢复
塌陷粒	cp1	7-近 vp9	胚乳塌陷，部分缺损
塌陷粒	cp2	7—近 cp1	胚乳粗糙，塌陷，部分缺损，幼苗色很淡，有深色条纹
皱缩叶(彩图 22)	cr1	3S-0	株矮，叶宽而皱缩
紧凑株	ct1	8	半矮株
紧凑株	ct2	1S	半矮株，棒状雄穗
穗轴翻转	cto1		由于穗轴翻转，果穗变成片状或管状，子粒在内部着生，性状表达不定型
邻苯二酚氧化酶	Cx1	10-近 du1	电泳迁移率，无杂种带
矮生(彩图 23)	d1	3S-18	雄性与两性花同株，株矮，紧凑；对赤霉素敏感
矮生	d2	3	像 d1
矮生	d3	9S-59	像 d1
矮生	d5	2S-34	像 d1
矮生(彩图 9)	D8	1L-133	显性矮生，类似 d1，对赤霉素无反应
淡色糊粉层	da1	9	糊粉层颜色变淡
二叉分枝株	db1		二叉分枝性，位置不定，通常在第 4 至第 8 节
缺损粒	dek1	1S-27	无胚，粉质，也不产生花青素和类胡萝卜素
缺损粒	dek2	1L	产生脱色的斑痕胚乳，种子不能成活
缺损粒	dek3	2S	无胚
缺损粒	dek4	2L	胚乳塌陷，粉质，有致死作用
缺损粒	dek5	3S	凹陷胚乳，白苗但有绿色条纹
缺损粒	dek6	3L	凹陷胚乳，致死
缺损粒	dek7	4S	凹陷高糖胚乳，白苗，有绿色条纹
缺损粒	dek8	4L	凹陷胚乳，致死

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
缺损粒	dek9	5L	胚乳皱缩，致死
缺损粒	dek10	6L	塌陷胚乳，致死
缺损粒	dek11	7L	蚀刻胚乳，致死
缺损粒	dek12	9S	塌陷胚乳，致死
缺损粒	dek13	9L	缺损不透明胚乳，致死
缺损粒	dek14	10S	塌陷胚乳，致死
缺损粒	dek15	10L	塌陷粉质胚乳，致死
雌蕊缺损	dep1	6	
缺失	Df		丢失染色体节段的共同符号
灰叶尖	dp1	4L-137	幼苗叶尖淡绿
解离因子	Ds		转座因子，可使染色体在 Ds 处断裂，也控制邻近基因的表达但这种功能要由 Ac1 进行调节
联会消失	dsy1		
联会消失	dsy2		
斑点胚乳(彩图62)	Dt1	9S-0	对 A1 座位的控制因子起调节作用，控制 a1-m 基因的表达，使无色种子产生有色斑点，使棕色植株产生紫色斑块
斑点胚乳(彩图47)	Dt2	6L-40	像 Dt1
斑点胚乳(彩图58)	Dt3	7L	像 Dt1，但性状表达变动不定
斑点胚乳	Dt4	4-	像 Dt1，但斑点主要限制在种子的冠部
斑点胚乳	Dt5	9-近 yg2	像 Dt1
暗色胚乳	du1	10L-28	胚乳玻璃状，灰暗，无光泽
分散纺锤体	dv1		小孢母细胞减数分裂中纺锤体不集中
不联会	dy1		小孢母细胞减数分裂中染色体不配对
酯酶	E1	7L	电泳迁移率，出现杂种带
酯酶	E2		存在一不存在
酯酶	E3	3-近 E4	电泳迁移率，出现杂种带
酯酶	E4	3S	电泳迁移率，无杂种带
酯酶	E5-I		电泳迁移率，E5-II 的重复因子
酯酶	E5-II		同 E5-I

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
酯酶	E6		存在一不存在
酯酶	E7		存在一不存在
酯酶	E8	3S	存在一不存在
酯酶	E9		电泳迁移率，等位基因无效
酯酶	E10		电泳迁移率
	E12		电泳迁移率，无杂种带
酯酶	E16	7	电泳迁移率，无杂种带
张开颖片	eg1	5L	颖片以特定角度向外张开
伸长基因	el1		在减数分裂的中期和后期染色体不螺旋化，常常产生不减数配子
加强者	En		转座因子，调节 Pg14-m 的突变
肽链内切酶	Enp1	6-近 Y_1	电泳迁移率，无杂种带
蚀刻胚乳	et1	3L-139	凸凹不平，疤痕状胚乳，黄绿苗
细条纹叶	f1	1L-86	黄绿苗，在老叶片的叶缘和基部出现白色细条纹
Cuna 因子	Fcu		r1-cu 的控制因子。
粉质胚乳	fl1	2S-68	胚乳不透明，发软，粉质，有剂量效应
粉质胚乳	fl2	4S-58	像 fl1，但是表现型呈现显性
粉质胚乳	fl3	8L-0	粉质
金黄色(彩图 72)	g1	10L-47	幼苗和成株都呈现鲜明的黄颜色
金黄色	g2	3S	像 g1，但更极端，叶鞘淡黄绿色
配子体因子	Ga1	4S-32	在 Ga1 花丝上，Ga1 花粉粒具有竞争上的优越性
配子体因子	ga2	5L-55	Ga2 花粉粒比 ga2 有竞争上的优越性
配子体因子	ga7	3L-145	不管花丝的基因型如何，杂合体中的 ga7 花粉粒有 10－15% 能够发挥功能
配子体因子	ga8	9S-近 lo2	在 Ga8 花丝上，Ga8 花粉粒在竞争上优于 ga8
配子体因子	ga10	5	
谷氨脱氢酶	Gdh1	1L-145	电泳迁移率
谷氨脱氢酶	Gdh2	10	电泳迁移率

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
光叶(彩图 54)	gl1	7L-36	角质层蜡质有变化,叶片表面光滑,易沾水
光叶	gl2	2S-30	像 gl1
光叶	gl3	4L-112	像 gl1
光叶(彩图 34)	gl4	4L-81	像 gl1, 但表达不明显
光叶	gl5		像 gl1
光叶	gl6	3L-47	像 gl1
光叶	gl7	—	像 gl1
光叶	gl8	5L-67	像 gl1
光叶	gl11	2S-近 B1	像 gl1, 幼苗形态异常
光叶	gl12	3L-近 ts4	像 gl1
光叶	gl14	2	像 gl1
光叶	gl15	9L-66	像 gl1,在三叶期以后才开始表现
光叶	gl17	5S-34	像 gl1, 但表现半矮生,叶片上有坏死横带
光叶	gl18	8	像 gl1, 但性状表现不明显
β-硫代葡糖苷酶	Glu1	10-近 du1	电泳迁移率
谷氨酸草酰乙酸转氨酶	Got1	3L-近 na1	电泳迁移率在乙醛酸循环体
谷氨酸草酰乙酸转氨酶	Got2	5L-96	电泳迁移率在胞质体
谷氨酸草酰乙酸转氨酶	Got3	5S-近 a2	电泳迁移率在线粒体
绿条纹叶(彩图10)	gs1	1L-135	在叶片微管束之间出现淡灰绿条纹,组织逐渐枯死
绿条纹叶	gs2	2S-521	像 gs1, 但条纹灰绿色,不枯死
草状分蘖	gt1		从基部长出大量分枝
软淀粉	h1	3	胚乳疏松,不透明
强叶绿素荧光	hcf1		在长波紫外光照射下有强的红色荧光,对 CO_2 固定缓慢
强叶绿素荧光	hcf2		像 hcf1, 但有致死性
强叶绿素荧光	hcf3		像 hcf1, 但有致死性
感圆斑病(彩图 4)	hm1	1L-64	在圆斑病 (*Helminthosporium carbonum*) 小种 1 存在时,叶片出现病斑,果穗上出现黑色子实体

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
感圆斑病	hm2	9L-近bk2	像 hm1
多毛叶鞘(彩图51)	HS1	7S-0	叶鞘上有大量长茸毛
抗大斑病(彩图20)	Ht1	2L-121	抵抗北方煤纹病 (*Helminthosporium turcicum*)
抗大斑病	Ht2		像Ht1
抗大斑病	Ht3		像 Ht1
抑制因子	I		与c1的一个等位基因 C1-I 等同,也表示对 En 起反应的控制因子
无限生长	id1	1L-近 an1	在长日照下可以继续生长,在短日照下才能开花
异柠檬酸脱氢酶	Idh1	8	电泳迁移率
	Idh2	6-近 Py1	电泳迁移率
不定配子体	ig1	3L-68	多胚,异受精,多倍性,雄核发育
衣屋日本型条纹叶(彩图56)	ij1	7L-52	叶片上有许多变动不定的白色条纹,控制细胞质遗传的叶绿体缺损
加强者	in1	7S-20	对花青素有加强作用
倒位	Inv		一段染色体位置颠倒后的通用符号
条纹抑制者	Isr1	10-近 R1	降低由 sr2 和其它使叶片产生条纹基因引起条纹的表达程度
日本条纹叶(彩图61)	j1	8L-42	使叶片和叶鞘产生白色条纹,但幼苗不表现
日本条纹叶(彩图36)	j2	4L-106	叶片上出现极端类型的白色条纹
异10染色体	K10	10L-近 sr2	第10染色体长臂末端着生一段异染质,引起新生着丝粒活动,使连锁基因分离比例异常
打结叶(彩图8)	Kn1	1L-(128)	叶片的微管束组织分散增生,形成打结状叶片
黄苗	l1	10L-63	在叶绿素突变体 w1、j1、ij1 等基因引起的白色组织产生黄色色素
黄苗	l4		黄色苗,致死
黄苗	l6	9S-近 bz1	像 l4
黄苗	l7	94-42	黄色苗和黄色株
黄苗	l10	6L-15	像 l4

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
黄苗	l11	6	幼苗黄色，叶尖绿色
黄苗	l12	6L-12	像 14
黄苗	l13	10L-91	像 14
黄苗	l15	6L-26	像 14
懒惰株(彩图 31)	la1	4S-55	有匍匐生长习性
红叶条纹	Lc1	10L-65	叶面出现红色素
斑状叶	Les1	2S-近wt1	大型坏死斑，很像由真菌感染而出现的病斑
斑状叶	Les2	1S	小型白色斑，也像真菌感染而出现的病斑
斑状叶	Les3	4	像 Les1
斑状叶	Les4	10	像 Les1
斑状叶	Les5	1L	像 Les2
斑状叶	Les6	5	像 Les1
斑状叶	Les7	1L	像 Les1
无叶舌(彩图 15)	lg1	2S-11	没有叶耳和叶舌，叶片直立，包着茎秆
无叶舌	lg2	3L-79	像 lg1，但无 lg1 极端
无叶舌	Lg3	3-43	显性，无叶耳，叶片宽而直立，常常向里凹，并且有褶皱
有线条叶	li1	10L-近 bf2	在老叶基部一半出现大量很细的白色条纹
致死斑	lls1	1	退绿坏死斑，像圆斑病斑
亚油酸	ln1	—	种子油分中油酸对亚油酸的比数较低
致死胚珠	lo2	9S-50	含有 lo2 基因配子体的胚珠不能成活
低油粒	loc1		种子含油量低，出现白化苗
致死花粉	lp1	4	含有 lp1 的花粉粒在受精中不能和 Lp1 相竞争
耐热	lte1	2	
耐热	Lte2	10	
浅黄绿叶	lu1	5S-29	
柠檬白	lw1	1L-(128)	白苗，淡黄胚乳
柠檬白	lw2	5L-近 Pr1	像 lw1

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
柠檬白	lw3	5L-近 v2	像 lw1，是 lw4 的重复因子
柠檬白	lw4	4-近 zb6	像 lw1，是 lw3 的重复因子
番茄红	ly1	5	表现像 ps1，但没有母株发芽现象，盾状体中有番茄红色素积累
增变因子	M		增变因子或修饰基因的通用符号
多重糊粉层	ma11	9	与 Ma12 等基因互作，产生多层糊粉层细胞
多重糊粉层	Ma12	4	见 ma11
苹果酸脱氢酶	Mdh1	8	电泳迁移率，在线粒体
苹果酸脱氢酶	Mdh2	6-近 Py1	同 Mdh1
苹果酸脱氢酶	Mdh3	3L-124	同 Mdh1
苹果酸脱氢酶	Mdh4	1L-近 an1	电泳迁移率，在细胞质
苹果酸脱氢酶	Mdh5	5S-17	同 Mdh4
苹果酸酶	Me1	3L-103	电泳迁移率
胚乳蛋白修饰因子	mep1	5L	影响胚乳蛋白中蛋白质 1 的数量
mm 修饰因子	mmm1	1L 近 an1	对线粒体的苹果酸脱氢酶起修饰作用
小种子	mn1	2-近 f11	小型种子，子粒有点缺损但能成活
小种子	mn2	7	小粒，果皮疏松，极端缺损但能够发芽
调整因子	Mp		影响 P1 座位的转座因子，与 Ac-Ds 相对应
R1-m 的增变因子	Mr	9S-近 17	转座因子，调节 R1-m 的突变
增变因子	Mrh		a1-m-rh 的控制因子
雄花不育	ms1	6-近 y1	花药干瘪，通常不外露
雄花不育	ms2	9L-64	像 ms1
雄花不育	ms3	3	像 ms1
雄花不育	ms5	5-近 v3	花药完全不外露
雄花不育	ms7	7L-近 g11	像 ms5
雄花不育（彩图60）	ms8	8L-28	像 ms5
雄花不育	ms9	1-近 P1	像 ms5
雄花不育	ms10	10L-近 bf2	像 ms5

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
雄花不育	ms11	10	像 ms5
雄花不育	ms12	1	像 ms1
雄花不育	ms13	5S	像 ms5
雄花不育	ms14	1-近 as1	像 ms5
雄花不育	ms17	1S-23	象 ms1
雄花不育	Ms21		显性，带 MS21 的花粉粒与 sks1 互作，是缺损的，但与 Sks1 互作功能正常
R1-st 的修饰基因	Mst1	10L-67	影响 R1-st 的性状表达
增变因子	Mu		非孟德尔性状，增加突变频率
增变因子	Mut	2	bz1-m-rh 的控制因子
抗花叶病毒	Mv1		抵抗玉米条纹花叶病毒 1
矮小株	na1	3L-91	节间极短，叶片直立，对赤霉素无反应
矮小株	na2	5L-近 bt1	像 na1
枯死的	nec1	8	失绿幼苗，卷缩、枯黄而死亡
枯死的	nec2	1S	在 2—3 片叶龄时，绿色幼苗产生枯死斑，为致死因子
枯死的	nec3	5-近 bt1	出苗时，叶片紧紧卷在一起，而后变成棕色，死亡
窄叶	nl1	10L-近 bf2	叶片窄，有些白条纹出现
核仁组织者	NOR	6S	编码核糖体 RNA
不透明胚乳	o1	4-近 gl3	胚乳淀粉发软，不透明
不透明胚乳(彩图52)	o2	7S-16	像 o1，高赖氨酸含量
不透明胚乳	o5	7L-近 gl1	像 o1
不透明胚乳	o6		像 o1，幼苗致死
不透明胚乳	o7	10L-87	像 o1，高赖氨酸含量
不透明胚乳	o9		子粒冠部不透明，颜色淡，种子基部或胚芽周围为角质
不透明胚乳	o10		像 o1
不透明胚乳	o11		胚乳不透明，色淡，有点凹陷
不透明胚乳	o12		蚀刻或伤疤状不透明子粒，种子大小不一，株小，叶绿素缺失，有花粉但很少结穗

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
不透明胚乳	o13		不透明蚀刻粒，胚芽周围有角质淀粉
老金黄	Og1	10S-16	叶片上出现变动不定的亮黄条纹
桔黄胚乳	ora3		杂合体比纯合体长的高，早熟但果穗小
油黄苗(彩图71)	oy1	10S-12	幼苗淡绿黄色，像油浸一样
R1的株色成分	p	10L-61	幼苗叶尖，胚芽鞘和花药上有花青素产生
果皮色(彩图3)	P1	1S-26	产生红果皮和红穗轴
减数分裂多重异常	pam1		减数分裂前的有丝分裂和减数分裂都不同步，植株雄性不育，不完全雌性不育
减数分裂多重异常	pam2		同 pam1
有斑叶	pb1	6-近 110	叶片上有很淡而不规则的绿色带
有斑叶	pb4	6-近 Y1	同 pb1
淡绿	pg11	6L-34	幼苗淡黄绿，成株色发淡，但很壮，是 pg12 的重复因子
淡绿	pg12	9L-61	见 pg11
淡绿	pg14	3S	在淡绿叶上有绿色小斑块，易变等位基因，由 En(Spm) 所控制
6-磷酸葡糖酸脱氢酶	pgd1	6-近 Y1	电泳迁移率
6-磷酸葡糖酸脱氢酶	pgd2	3-近 lg2	电泳迁移率
葡萄糖磷酸变位酶	pgm1	1L-近tb1	电泳迁移率
葡萄糖磷酸变位酶	pgm2	5S-0	电泳迁移率
髓脱离	ph1	4S-0	穗轴的髓部与外层脱离
磷酸己糖异构酶	phi1	1L-140	电泳迁移率
紫株(彩图48)	Pl1	6L-45	植株产生不依赖于日光的紫色素
灰中脉	pm1	3L-近ts4	中叶脉及其附近组织变成淡绿色
纸状颖片(彩图57)	pn1	7L-112	雌雄穗小花都有长而薄的纸状颖片
多次有丝分裂	po1	6S-0	在没有染色体分裂的情况下小孢子多次分裂，雄花高度不育

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
红色糊粉层(彩图40)	pr1	5L-66	与 A、C、R 和 Bz 基因互作产生红色糊粉层
需要脯氨酸	pro1	8L	子粒不透明,发皱,幼苗叶片有绿色条纹,致死
胚蛋白	prot1	1L-121	胚蛋白电泳迁移性发生变化
粉红盾状体	ps1	5S-39	母株发芽(=vp7),胚乳和盾状体粉红色,幼苗白色但有红晕
多形穗(彩图50)	Pt1	6L-56	雌蕊组织增生,引起果穗不规则的生长
过氧化物酶	Px1		电泳迁移率,无杂种带
过氧化物酶	Px2	—	电泳迁移率
过氧化物酶	Px3		电泳迁移率
过氧化物酶	Px4		电泳迁移率
过氧化物酶	Px5		存在或不存在
过氧化物酶	Px6		存在或不存在
过氧化物酶	Px7		电泳迁移率
过氧化物酶	Px8		电泳迁移率
过氧化物酶	Px9		电泳迁移率
矮小株	py1	6L-65	株矮小,叶短而尖,有白色细条纹
浅黄色缺失	pyd1	9S-近 yg2	浅黄幼苗,由第9染色体短臂顶端一小段染色体缺失所至
有色的(彩图73,74,75,76,77)	R1	10L-61	产生红色或紫色糊粉层,花药、叶尖和支持根等
有色的	R2	2S-49	R1 的重复基因,B1 的等位基因,影响植株颜色
多分枝穗(彩图53)	ra1	7L-32	雌穗多分枝,雄穗圆锥状
多分枝穗	ra2	3S-近 d1	雌雄穗都有较多分枝,子粒着生不规则,雄穗直立,呈圆锥状
多分枝穗	ra3	4-	雌雄穗多分枝,雄穗圆锥状
降低高度	rd1	1L	半矮株
降低高度	rd2	6L	像 rd1,但降低程度稍差
恢复育性	Rf1	3-近 Lg3	使T型胞质不育恢复可育性,与 Rf2 互补
恢复育性	Rf2	9-近wx1	见 Rf1

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
恢复育性	Rf3	2L	S型胞质不育的恢复基因
恢复育性	Rf4	—	恢复C型胞质不育的育性
破碎叶(彩图 24)	Rg1	3—45	在老叶片的微管束之间引起失绿,而后枯死,使叶片呈撕裂状
撕裂幼苗(彩图43)	rgd1	6—4	幼苗叶片窄,线状,很难出苗
撕裂叶	Rgd2	5	叶片撕裂,生长反常
倒生胚	rgo1	—	胚朝向穗基部,频率变动不定,母体性状
抗小斑病(彩图44)	rhm1	6S	对小斑病 (*Helminthosporim maydis*) O小种只产生失绿斑
抗锈病(彩图 70)	Rp1	10S-0	抵抗锈病 (*Puccinia sorghi*)
抗锈病	Rp3	3-近 gl16	抵抗 *Puccinia sorghi*
抗锈病	Rp4	4S-24	抵抗 *Puccinia sorghi*
抗锈病	Rp5	10s-近 Rp1	抵抗 *Puccinia sorghi*
抗锈病	Rp6	10S-近 Rp1	抵抗 *Puccinia sorghi*
抗锈病	Rpp9	10S-近 Rp1	抵抗 *Puccinia polysora*
粗糙叶鞘	Rs1		
粗糙叶鞘	rs2	1-近 as1	
无根	rt1	3-近 Cg1	次生根很少或者没有
接受因子	ruq1		只对控制因子 Uq1 起反应
R1 的种子颜色成分	S	10L-61	使糊粉层产生花青素
糖分增加者	se1		与 su1 基因相结合能提高胚乳糖分含量
软胚乳	sen1	3	胚乳软,不透明,是 sen2 的重复基因
软胚乳	sen2	7	见 sen1
软胚乳	sen3	1	像 sen1, 是 sen4 的重复因子
软胚乳	sen4		见 sen3
软胚乳	sen5	2	像 sen1, 是 sen6 的重复因子
软胚乳	sen6	5	见 sen5
凹陷(彩图 65)	sh1	9S-29	在种子干燥时,胚乳从顶部向里塌陷,形成光滑的圆坑
凹陷(彩图 29)	sh2	3L-127.2	种子干燥时塌陷,透明,发脆,成棱角状,嫩时糖分含量高

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
凹陷	sh4	5	种子凹陷、干瘪，不透明
雄性不育、多花丝（彩图 46）	si1	6L-16	雌穗上长有多量花丝，雄性不育
无花丝（彩图 16）	sk1	2S-56	雌穗不长花丝，不育
不育性抑制者	Sks1	2-近 v4	在 Ms21 基因存在时，Sks1 基因使发育的花粉粒变得缺损和丧失功能，Sks1 基因能使花粉粒发育正常
裂缝叶	sl1	7L-50	叶片上因枯死条纹而成为裂缝
橙红花丝（彩图49）	sm1	6L-55	在 P1-RR 基因存在时，花丝橙红色，在 P1-ww 基因存在时，花丝棕色
超氧物歧化酶	Sod1	—	电泳迁移率
超氧物歧化酶	Sod4	—	电泳迁移率
小花粉	sp1	4—66	花粉粒小，竞争不过正常花粉
小花粉	sp2	10-近 du1	像 sp1
小斑点	Spc1	3	开花期在叶片和叶鞘上有小型棕色斑点，支持组织衰弱
抑制-增变因子	Spm		转座因子，调节 a1-m1、c2-m、pg14-m 等位点的自主控制因子
条纹叶（彩图 1）	sr1	1S-0	叶片上有较多的白色条纹
条纹叶（彩图 78）	sr2	10L-95	白色条纹出现在叶片和叶鞘上
条纹叶	sr3	10S	黄绿苗，细条纹叶至宽条纹叶
粘性染色体	st1	4S-62	小株，条纹叶，结粒小，子粒异常，无论有丝分裂或减数分裂染色体都粘在一起
糖胚乳（彩图 32）	su1	4S-66	胚乳在灌浆期糖分含量高，干燥种子皱缩透明
糖胚乳	su2	6L-54	胚乳玻璃状、透明，也有点皱缩
抑制者	Sup1		能使 o2 子粒从不透明变成半透明
黄色盾状体	sy1	—	
相互易位	T		易位的代表符号
转氨酶	Ta1	—	电泳迁移率，有杂种带
大刍草型分枝	tb1	1L-近 Kn1	多分蘖，在各节也有细小的分枝，雄穗不分枝。

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表　现　型
粗壮雄穗矮生	td1	5L	
无雄穗	tl1	—	
大刍草型株(彩图55)	Tp1	7L-46	多分蘖,窄叶片,有许多具有长稃的果穗
大刍草型株	Tp2	10L-45	像 Tp1
雄穗结实(彩图17)	ts1	2S-74	雄穗雌穗化,弯曲下垂。把雄穗移去之后,具有不规则种子排列的小型雌穗也能发育起来
雄穗结实	ts2	1S-24	像 ts1, 但雄穗分枝下垂而不是整个雄穗下垂
雄穗结实(彩图25)	ts4	3L-52	雄穗紧实,直立,同时具有雌花和雄花
雄穗结实(彩图30)	Ts5	4S-53	显性,雄穗近于正常但有分散的短花丝
雄穗结实(彩图11)	Ts6	1L-158	雄穗完全雌穗化或者两性混和,紧凑,果穗上的种子排列不整齐
有稃穗(彩图 35)	Tu1	4L-101	果穗上的种子为长稃片所包裹,雄穗上的稃片很大,因而显得很粗糙
不分枝	ub1		雄花序不分枝
并存的	Uq1		Ruq1 的控制因子
黄绿苗(彩图 69)	v1	9L-63	淡黄白苗,转绿很快
黄绿苗(彩图 42)	v2	5L-107	像 v1, 但变绿慢
黄绿苗	v3	5L-45	淡黄苗,变绿很快
黄绿苗(彩图 18)	v4	2L-83	像 v2
黄绿苗	v5	7S-24	像 v1, 但老叶片仍有白色的条纹
黄绿苗	v8	4L-近 Tu1	像 v2
黄绿苗	v12	5-近 ys1	像 v3
黄绿苗	v13	—	第一片叶白色,带有绿尖,变绿缓慢
黄绿苗(彩图 59)	v16	8L-14	像 v2
黄绿苗	v17	4	像 v1, 但变绿是从叶基部向上部进行
黄绿苗	v18	10	像 v1
黄绿苗	v21	8L	木纹状黄绿苗,从叶尖和叶缘向中部变绿

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
黄绿苗	v22	1-近 an1	像 v1
黄绿苗	v23	4-近 su1	像 v1
不稳定不育性	va1	7L-近 ij1	雄花不育但有一些可育的花药
退化颖片(彩图 6)	Vg1	1L-85	颖片很小,因而暴露出穗轴和花药
黄绿苗易变基因	Vm1	10-近 du	降低叶绿素含量,显性,胚乳有蚀刻,纯合致死
胎生苗	vp1	3L	种胚无休眠期,不影响叶绿素和类胡萝卜素含量但抑制糊粉层中的花青素
胚生苗	vp2	5S-38	胚无休眠期,白胚乳,白苗,花青素不受影响
胎生苗	vp5	1S-1	像 vp2
胎生苗	vp7	5	(=Ps1)
胎生苗	vp8	1L-154	胚无休眠期,不影响叶绿素、类胡萝卜素和花青素,苗小,叶尖
胎生苗	vp9	7—25	像 vp2
白苗	w1	6-近 w14	白苗
白苗	w2	10L-77	白苗
白苗(彩图 19)	w3	2L-111	像 vp2
白苗	w11	9S-54	像 w1
白苗	w14	6L-74	像 w1
白苗	w15	6L-9	像 w1
白顶	Wc1	9L-107	白色顶冠,浅黄胚乳
白色缺失(彩图63)	wd1	9S-近 yg2	白苗,第 9 染色体短臂末端第一个染色粒外面一半丢失
白色花粉粒	whp1		是决定黄色花粉粒和花青素c2基因的重复因子
萎蔫的	wi1	6-近 Y1	由于后生木质部导管的延迟分化而慢性萎蔫
白叶鞘	ws1	—	淡黄色叶鞘, ws2 的重复因子
白叶鞘	ws2	—	见 ws1
白叶鞘(彩图 13)	ws3	2S-0	白色叶鞘,茎秆和苞叶
白叶尖	wt1	2S-60	第一片叶的叶尖白色,发蚀

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表 现 型
糯性的(彩图 67)	wx1	9S-56	在胚乳和花粉中的淀粉完全变成枝链淀粉
黄胚乳(彩图 45)	Y1	6L-13	胚乳中含有类胡萝卜素,有些等位基因也影响幼苗中的叶绿素
黄胚乳	Y3	2S-近a11	黄色胚乳
黄胚乳	y8	7S-18	淡黄胚乳
黄胚乳	y9	10S-24	淡黄胚乳,略微有点母株发芽,绿苗至淡绿苗,正常绿株或淡绿株
黄胚乳	y10	3L	淡黄胚乳,白苗
黄矮生	yd1	3-近 lg2	
黄绿株	yg1	5-近 v2	黄绿苗和黄绿株
黄绿株	yg2	9S-7	像 yg1
黄条纹(彩图 41)	ys1	5L-75	在叶脉之间出现黄色组织,像缺铁症候
黄条纹	ys2	1S	像 ys1
黄条纹	ys3	3L-近 lg3	像 ys1
黄线条	YsK1	4-近 su1	在成株最上部三片叶有纵向黄线条
Z 胡萝卜素	z1		类胡萝卜素光敏性,母株发芽,积累 Z 胡萝卜素
斑马叶	zb1		老叶片上出现淡黄横带
斑马叶	zb2		幼苗叶片上出现淡黄色横带
斑马叶	zb3	5-近 v2	淡黄色横带出现在老叶片上
斑马叶(彩图 2)	zb4	1S-19	早期叶片上出现一定间距的淡黄横带,低温使性状表现更强裂
斑马叶(彩图 33)	zb6	4—79	老叶片上出现横带,低温使性状更明显
斑马状枯死	zn1	10L-26	在植株中等大小或者在成株时,叶脉中间出现横向带状坏死
斑马状枯死	zn2	—	像 zn1
醇溶蛋白多肽	Zp1	7-近 ra1	发生在 20 kd 的醇溶蛋白变异
醇溶蛋白多肽	Zp2	7-近 ra1	像 Zp1
醇溶蛋白多肽	Zp3	7-近 ra1	像 Zp1

续　表

基因名称	代表符号	基因连锁图位置	表　　现　　型
醇溶蛋白多肽	Zp6	7S-近 Hs1	像 Zp1
醇溶蛋白多肽	Zp16	7S-近 gl1	像 Zp1
醇溶蛋白多肽	Zp21	7S-9	像 Zp1
醇溶蛋白多肽	Zp29	7S-12	像 Zp1

的位置以及突变性状的简要描述。基因名称反映该突变基因的主要表现型。1974 年以前发现的基因，代表符号用该基因英文名称的前 1—2 个字母表示；1974 年以后发现的基因，一律用 3 个字母表示。同一种或类似表现型突变使用相同的基因符号，符号后面的数字表示不同的突变座位。同一基因座位的一系列等位基因及其性状表现，都没有在表中列出。在基因连锁图位置一栏，短横线前面数字表示染色体号，L 代表长臂，S 代表短臂。短横线后面的数字，为突变基因在遗传图上的具体位置。括弧中的数字为还没有十分肯定的基因位置。这里列出了 1982 年以前发现的突变基因 444 个，其中已经确定连锁群的有 257 个，已经知道基因连锁图具体位置的 170 个。大部分突变基因都能引起个体某些部分的外部性状发生变化。但也有 70 多个突变只影响某些酶或蛋白质的结构或组成的变化，表现在电泳迁移率的差别而很难从外部表现型加以区别。

（二）基因连锁群与连锁图

玉米有 10 对同源染色体，每一对同源染色体上所携带的基因构成一个连锁群。利用三点或多点测验的办法，根据交换值把每一条染色体上的基因排列起来，便绘出了目前玉米的基因连锁图。基因在染色体上位置是固定的，但由于遗传

测验进行的时间、地点和使用的材料不同，测出的基因位置也会有所不同。目前的基因连锁图是根据 1982 年积累的资料绘制的。在这个图上除标明了基因位置以外，也标明了染色体着丝粒在连锁图上的位置，以及与 B 染色体易位的若干个易位断点的位置。由于玉米遗传资料比较丰富，连锁图和染色体图大致是成比例的，但象第 8 染色体等由于发现的突变基因太少，二者之间有比较大的差异。

六、玉米突变基因的类别和功能

不同的突变基因控制不同的遗传性状，它可以通过其直接编码与某一性状有关的结构蛋白质的改变而实现，也可通过改变酶的结构与功能而实现。由于控制的遗传性状不同，基因表达的时间和部位也很不相同。按照组织部位，大致可以分为种子性状、幼苗性状和成株性状。但有些基因在性状作用上有明显的多效性，既影响种子，也影响幼苗和成株。也有些基因，在不同的部位可以发挥很不相同的作用。为了便于对玉米突变基因的认识和了解，下面根据基因作用的性质，把它们概括归为 10 类，分别加以序述。

（一）种子的结构和形态

有一系列基因突变影响玉米种子的结构和形态。按照这些基因引起子粒的表现型的变化，又可以人为地归为 7 种类型，即脆弱、凹陷、缺损、蚀刻、玻璃状、不透明和母株发芽等。

1. 脆弱粒： 与胚乳脆弱性有关的有 bt 1、bt 2、sh 2 和 sh 4 四个基因。它们的表现型十分类似。在灌浆期，子粒鼓胀，部分透明，胚乳充满液体，积累淀粉很少。已经知道在 bt 1、bt 2 和 sh 2 的乳熟期胚乳中，含有高达 30% 以上的糖

分，比由 su 1 基因引起的甜玉米含糖量高 2—3 倍。因此，以这三个基因为背景培育的甜玉米类型，都称为超甜玉米。这一类型的成熟干燥种子的胚乳极度凹陷和皱缩，外表很不规则，呈不定型的棱角状结构。由于胚乳中淀粉含量低，结构疏松，因此在脱粒时，很容易把种子弄碎，显得十分"脆弱"。

上述四个基因与下面谈到的 sh1 基因对有些胚乳突变基因如 ae、du、fl、o2、wx 等互作，大都表现上位作用，即它们的性状表现出来，而其它基因的性状被遮盖。

这些基因的化学作用还没有充分得到证实，但它们所编码的蛋白质都与胚乳淀粉的合成有关。

2. 凹陷胚乳：是 sh 1 基因的表现型特征。在灌浆期，像脆弱胚乳一样，子粒鼓胀而多汁，但在种子成熟干燥过程中，胚乳也塌陷，不过不像脆弱胚乳严重，而且比较有规则。一般是在种子顶部形成一个边缘光滑的小坑。偶尔，种子不发生塌陷，则胚乳中央会出现一个圆形孔洞。生化研究充分证明，sh1 是蔗糖合成酶的结构基因。

3. 缺损子粒：这类突变表现为胚乳发育不完全，但在胚乳缺损程度上不同基因之间有很大的差别。属于这类突变的有 cp 1、cp 2、de 系列或 dek 系列，以及 mn 1 和 mn 2。1935 年埃默森（Emmerson, R. A.）在《玉米连锁研究摘要》（《A SUMMARY OF LINKAGE STUDIES IN MAIZE》）一书中曾经列出了 16 个 de 突变，除 de 1 尚能成活之外，其余都是致死的。1980 年纽弗（Nufer, W. F.）报道了从 dek 1 到 dek 15 的缺损突变，并且确定了这些突变所属的连锁群。这些突变大都是通过诱变剂处理得到的，而且大多数是致死的。

4. 蚀刻和坑凹粒：这组突变包括粘性染色体基因 st1、蚀刻胚乳基因 et 和一个黄绿苗显性易变基因 Vm。st 1 基因使

细胞分裂中的染色体粘着，因而植株生长异常，子粒胚乳发育异常，成熟种子有很多裂缝，显得凸凹不平。et 和 Vm 基因都能使种子产生有规律的裂痕，呈蚀刻状。它们也都引起叶绿素缺损。et 引起淡黄苗而 Vm 引起白苗。

5. 甜玉米与玻璃状胚乳：有 4 个突变与胚乳透明度有关，包括 su 1、su 2、ae 和 du。其中 su 1 能提高乳熟期胚乳含糖量较多，达干重的 15%，比普通玉米甜得多，因而一直作为蔬菜玉米在世界上广为栽培。此外，它的胚乳中小分子的水溶多糖（wsp）含量也很高，灌浆期胚乳显得粘稠，成熟干燥收缩之后，子粒呈玻璃状，表面皱缩，像不规则的冰糖。su 2 乳熟期糖分含量比 su 1 略低。 干燥后也不像 su 1 那样发皱，但像玻璃状，子粒略小。ae 和 du 胚乳透明度也比较大，但色发暗，无光泽，基本不皱缩。这些基因在化学上都与胚乳的碳水化合物的合成有关。 它们之间的双隐性或 3 隐性组合，多数发生互补，使胚乳糖分含量提高，外部表现型加强。

6. 不透明胚乳：引起胚乳不透明性状的突变基因包括奥帕克系统的 o 1、o 2，o 5、o 6、o 7、o 9、o 10、o 11、o 12 和 o 13，佛罗里系统的 fl 1、fl 2 和 fl 3，以及一个糯性胚乳突变 wx。奥帕克系统与佛罗里系统的外部表现型基本相同。子粒无光泽，不透明，胚乳中无角质淀粉或角质淀粉所占比重极低，因而胚乳淀粉松软，脱粒时种子很容易碎裂。全部的奥帕克系统的基因及 fl 3 和它们的各自相应等位基因，表现为完全的显隐性关系，F_2 出现简单的 3:1 的分离比例。fl 1 和 fl 2 基因具有剂量作用，为胚乳基因型为 FlFlfl 或 FlFlFl 时，表现正常类型，当胚乳基因型为 Flflfl 或 flflfl 时，则表现为粉质类型。

在这组突变中，已经发现 o 2、o 7 和 fl_2 都能显著地改变玉米胚乳贮藏蛋白质的成分，大大提高赖氨酸和色氨酸的

含量，因而对玉米蛋白质的品质改良有重要意义。

wx 基因也使胚乳不透明，但胚乳淀粉比较致密，结构均匀，像大理石。wx 基因能使玉米胚乳和花粉粒中的淀粉全部变成枝链形态。这种淀粉遇上稀碘溶液，可以产生红棕色反应，而含有直链淀粉的普通玉米与碘则产生蓝黑色反应。

7. 母株发芽粒： al、ps(vp 7)、vp 1、vp 2、vp 5、vp 8、vp 9、w 3 和 y 3 等 9 个基因与母株发芽性状有关。主要特点是发育中的种子没有休眠期，不等种子成熟干燥就在母体植株上萌发，长成小苗而死亡。这些基因除影响种子休眠性状之外，也分别地影响着胚乳中的花青素、类胡萝卜素以及幼苗叶绿素的产生。

（二）花青素、叶绿素和胡萝卜素的产生和变化

在适当的遗传背景下几乎所有的玉米组织都可以产生花青素，而花青素的有无和深浅又是最容易识别的性状。另一方面，花青素的存在与否对玉米各种组织的生长发育似乎都是无关紧要的，所以对玉米花青素及其有关色素的研究从一开始就吸引着许多玉米遗传学家的注意。

到目前为止至少已经发现了 17 个基因座位与花青素的产生、数量和分布有关。这些基因分布在第 8 染色体以外所有染色体上。 它们是 A 1、A 2、A 3、B、Bp、Bz 1、Bz 2、C 1、C 2、Ch、In、Lc、P、Pl、Pr、R 和 sm。 有些基因如 A 1，对所有组织花青素的产生都是不可缺少的，而另外一些基因，如 C 1、Pl 等则有比较强的专化性，只与个别或少数组织的色素形成有关。还有少数基因如 B 和 R 等，具有重复性效应。在特定组织中，花青素的产生只需要它们中的一个就足够了。其中有些基因座位，如 A 1， P 和 R 等，分化出了许多等位基因，构成各自的等位基因系列，它们对色素产

生的深线、样式和组织部位都各有不同的影响。下面就不同组织中色素形成所涉及的基因及其相互作用简述如下：

1. 糊粉层颜色：如前所述，在玉米子粒果皮下面有1层至几层细胞，属于胚乳组织，但蛋白质含量丰富，叫做蛋白质层或糊粉层。普通大田玉米的糊粉层是无色的，但在适当的遗传背景下，可以有紫色、红色和棕色素形成，表现出不同的色泽。

紫色糊粉层的出现需要有至少9个显性基因，即 A 1、A2、Bz 1、Bz 2、C 1、C 2、In、Pr 和 R。R 基因与 B 基因作用相似，因此可以为 B 所取代。在 A 1、A 2、C 1、C 2 和 R 5个基因中，只要有一个处于隐性状态，就不会有色素出现，它们属于互补基因，而 Bz 1 或 Bz 2 中有一个处于隐性状态，糊粉层中就产生棕色素及极微量的紫色素，混合成为古铜色。如果 Bz 1 和 Bz 2 都处于隐性状态，则不再产生色素。Pr 基因和 In 基因可视为色素的修饰基因，各种显性基因与 Pr 相结合产生紫色素，与 pr 相结合产生红色素。in 的作用在于提高花青素的含量，因而增加颜色的强度。有 in 的组合颜色就深，有 In 的组合颜色就淡。in 也能使果皮变成棕色。这两对基因与其它基因互作对糊粉层和果皮的效应如表 2 所示。两对互补基因的杂交（如 A1a1Rr）后代，有色粒对无色粒呈 9:7 的分离比例，三对互补因子的杂交（AaCcRr）后代呈 27:37 的分离比例。所有互补基因对 Pr 基因来说都表现上位性，它们的杂交后代（如 CcPrpr）将出现 9 紫：3 红：4 白的分离比例。

2. 盾状体颜色：所有与糊粉层色素产生有关的基因对于盾状体中色素的产生都是需要的。除此之外，还有一些专化性基因只与盾状体色素形成有关。它们是显性基因 S1，隐性基因 s 5，和 S 2、S 3、S 4 三个显性基因中的两个或者三

表2　P2基因与 In 基因和其它与糊粉层色素有关基因互作效应

限制基因	PrIn	Prin	prIn	prin
全部为显性	紫色	深紫（棕果皮）	红色	深红色
a1	无色	淡棕色（棕果皮）	无色	无色（淡棕果皮）
a2	无色	淡棕色（棕果皮）	无色	无色（淡棕果皮）
bz1	紫铜色	淡棕紫色（棕果皮）	红铜色	粉红色（黄棕果皮）
bz1 bz2	接近无色	——	无色	——
c1	无色	无色	无色	无色
C1-I	无色，少量紫点	浅色，少量深紫点	无色，少量红点	浅红色，少量深红点
c2	无色	浅紫	无色	浅红
r	无色	无色	无色	无色

个显性基因同时存在。

3. 植株颜色：玉米植株除常见的绿色以外，还有紫色、日光红色和棕色等多种颜色。这些色素的产生至少与9对基因有关，即 A 1、A 2、B、Bz 1、Bz 2、C 2 和 Pl。这些基因也与花药、颖片、颖基和支持根中的色素出现有关。它们之间的相互作用及对各部分色素的影响如表3所示。在显性基因 A 1、A 2、B、Bz 1、Bz 2 都存在的情况下，Pl 可使植株各部分产生不依赖日光的紫色素，pl 则产生有赖于日光的红色素，即日光红色素。b 基因则降低上述两种色素的表达程度；pl 与其它隐性基因相结合，不论产生什么色素，也都与日照有关。

4. 棕叶脉：包括 bm 1、bm 2、bm 3 和 bm4 4个基因，它们主要控制棕色素在叶中脉形成，但有时也会在不同程度上反映在叶鞘、苞叶、茎秆、穗轴和其它部分。从外观上看，与

表 3　控制植株色素的基因互作与各部分的性状表达

限制因子	BPl	Bpl	bPl	bpl
全部都是显性（包括 R-r 或 r-r）	紫株	日光红株 粉红花药	浅紫株 紫花药、紫颖片紫颖基和支持根	浅日光红株 粉红花药、红色颖片、颖基和支持根
Pr	深酱紫株	日光红株 粉红花药	绿株 酱紫花药、颖片、颖基和支持根	绿株 粉红花药、颖片、颖基和支持根
a1	棕株	淡棕株	绿株 棕颖基和支持根	绿株
a2	棕株	淡棕株	绿株 棕颖基和支持根	绿株
bz1	红棕株	弱红棕（依赖于日光）	绿株 红棕花药、颖基和支持根	绿株
bz2	红棕株	弱红棕（依赖日光）	绿株 红棕花药、颖基和支持根	绿株
c2	紫叶耳、紫颖片	日光红叶耳和颖片	绿株	绿株
R-g 或 r-g	紫株、绿花药	日光红株绿花药	绿株	绿株

aBPl 基因型植株产生棕色素十分类似，但主要出现在细胞壁上。每一个基因的纯合体和双隐性个体，木质素含量都比普通玉米低，特性也有一定的差别。有资料说明，这种对木质素的降低作用可以提高玉米青饲料的消化率。

5. 叶绿素和类胡萝卜素：　在表 1 所列玉米突变基因中，有 109 个与玉米子粒中的类胡萝卜素和植株的叶绿素的变化有关。这些基因在个体中表达的时间、部位和需要的环境条件都是各不相同的。某些类胡萝卜素的变化也与叶绿素的变化有关，另外一些则影响幼胚的休眠性。与幼苗色泽有关的变化有：淡绿、黄绿、黄、淡黄、棕褐、桔红或白色；与幼苗色素变换花样有关的有：变白的、变绿的、有条纹的、斑马带状的、细线条的和坏死的。成株色泽变异有：淡绿、黄绿和黄色；成

株色素变化样式有：变白的、条纹的、斑马带状的和细线条的等。还有些突变影响幼苗和成株的形态。与光合作用过程有关的基因突变已知有 hcf 1、hcf 2、和 hcf 3。hcf 1 与光系统 I 有关，而 hcf 2 和 hcf 3 与光系统 II 有关。

根据突变基因作用的性质和部位，科(Coe, E. H.)等把与叶绿素及类胡萝卜素有关的突变基因归为 12 群。这里我们进一步把它们归并为 7 群，各群大致的性状表现列于表 4。

表 4　与叶绿素和类胡萝卜素有关突变基因的分类与性状表现

类　群	胚　乳	胚	幼　苗	成　株
第一群	黄	休　眠	淡色、黄色或绿色	绿　色
第二群	黄	休　眠	淡色黄或黄绿色	淡色或黄绿色
第三群	黄	休　眠	淡绿、黄色、棕褐色或白色	死　亡
第四群	白或淡色	休　眠	绿　色	绿　色
第五群	白或浅黄色	休　眠	淡绿或白色	死　亡
第六群	黄、白或淡色	母株发芽	绿或白	绿、白或死亡
第七群	黄或白	休　眠	条纹、细条纹或斑马状横带	

第一群，使幼苗叶绿素减少，但这种功能不能持续到成株。我们把这种性状表现叫做变绿苗或黄绿苗。包括除 v 8 以外的所有 v 类突变和 ar、et、f、ij、和 wt 等基因。这类突变是否能够存活取决于外界环境条件，特别是温度条件。尤其是 ar、et、f、v 2、v 4、v 12、v 16 和 v 19 等 8 个突变更为明显。而 ar、f 和 v 5 的成株，有细条纹出现，ij 引起的条纹较宽，同时也属于细胞质遗传的。高温能够刺激 v 1、v 2、v 3、v 4、v 5 和 f 幼苗的转绿过程。

第二群，同时减少幼苗和成株的叶绿素，包括 pg 11、pg 12、pg 14、g 1、g 2、g 5、l 7、lu 1、lu 2、oy 1、yd 1、yd 2、yg 1 和 yg 2 等突变基因。其中 l 7、oy 1 和 yg 2 只

有在适宜的外界条件下才能成活，g 1、lu 1 和 lu 2 突变性状表达的强度取决于温度的高低。

第三群，属于叶绿体缺陷致死类型，包括 l1 和 l7 以外的 l 基因系列（l 4、l 6、l 10、l 11、l 12、l 13 和 l 15）、nec 基因系列（nec 1、nec 2、nec 3）、和 w 基因系列（w 1、w 2、w 3、w 11、w 14、w 15），以及突变基因 cp 2、pyd 1、v 8、Vm 和 wd 1 等。这些基因的幼苗由于合成叶绿素太少或完全不能合成而在苗期死亡。实际上，在冷凉温度下，大多数第一类和第二类突变也都是幼苗致死的。pyd 和 wd 两个突变是由于第 9 染色体顶端缺失引起的。pyd 可能存在于顶端染纽与第一个染色粒之间的一小段染色线上，而 wd 存在于第一个染色粒上。

第四群，只包括三个基因座位，即 y 1、y 8 和 Wc。这组基因只影响类胡萝卜素的含量，因而只影响胚乳的色泽，对胚的休眠性和叶绿素都没有影响。Wc 为显性基因，能使由 Y1 引起的黄胚乳子粒冠部变成白色，而使其它部分变为淡黄色。Y 1 基因使胚乳变为桔黄色，隐性基因使胚乳变成纯白色，完全不合成类胡萝卜素。y 8 能使 Y 1 背景的胚乳变成淡黄色。

第五群，包括那些既是白胚乳又是幼苗白化致死类型。属于这一群的基因包括 cl 1、柠檬白突变系列（lw 1、lw 2、lw3、lw 4）、ly 1 和 y 10 等。Clm 1 基因对 cl 1 突变的幼苗叶绿素具有修饰作用，使其恢复正常绿色，但对 cl 1 的胚乳颜色没有影响。这群突变既影响了类胡萝卜素的合成，也使幼苗叶绿素合成发生障碍，因而是完全致死的。

第六群，属于母株发芽突变，这类中有一些基因只影响发育中幼胚的休眠性，对类胡萝卜素和叶绿素的代谢没有影响，它们是 vp 1 和 vp 8。另外两个基因，即 al 和 y 9，既影响幼

胚休眠性，也影响类胡萝卜素和叶绿素的合成，但是没有致死性。还有一组基因，包括 ps 1、vp 2、vp 5、vp 9、w 3 和 z 1 等,不仅影响幼胚休眠性和两种色素的代谢，同时也是致死的。vp 1 基因的另一个特殊效应是影响糊粉层中花青素的合成。

第七群,为条纹叶突变,包括产生纵条纹突变和横条纹的斑马状突变。属于前一类的包括：能产生变动不定的白色条纹基因,如 cm 1、ij 1、j 1 j 2 和 Og；在老叶片上产生细条纹的基因,如 ar、f 1、v 5；条纹叶突变基因，如 sr 1、sr 2、sr 3 以及 li、pm、py 和 st 等；产生绿色条纹叶的 gs 1 和 gs 2；产生黄色条纹叶的 ys 1、ys 2 和 ys 3 等。这些基因绝大部分都是核遗传的，但 cm 1 和 ij 1 基因产生的质体变异却只通过母本传递。属于后一类的为斑马状横带叶突变，包括 pb 1、pb 4、zb 1、zb 2，zb 3、zb 4、zb 6，zn 1 和 zn 2 等基因，

此外,还有一些基因只影响局部叶绿体的发育,如白叶鞘突变基因 ws 1、ws 2 和 ws 3 等只影响叶片基部和叶鞘部分的叶绿体合成,使其变成白色或淡绿色,但是并不影响其它绿色体部分。

（三）植株形态

玉米的高度、形态和结构千差万别。这种变化不仅存在于种间、品种间,也存在于种内、品种内或自交系内。造成这种差别的原因在大多数情况下是微效基因活动的结果。但在特殊情况下，孟德尔式的单位因子也发挥着巨大的作用。这里介绍的简单形态性状,包括植株高度、营养体的形态结构和繁殖器官的变异。大约有 70 个基因座位与上述变化有关。

1. 株高：至少有 19 个突变基因直接与降低植株高度有

关。还有一些基因突变如 gl 11、gl 17、rgd 1 和 yd 1 等虽然主要影响其它性状，但也间接影响植株高度。

株高基因突变大体上归为两类，一类为雄性两性花同株矮生，即这种矮生类型雄花序为单性的，发育正常，但雌花为两性花。不过花药大多不能散粉。这一类突变包括 an 1、d 1、d 2、d 3、d 5 和 D 8。它们外部特点很类似，除 an 1 矮化程度较轻外，其余都是极端矮化的，叶片宽而短，而且发皱，都有较多的分蘖，叶片数也比正常型少。还有一个特点，就是对赤霉素敏感。在节间伸长期，适当喷洒赤霉素溶液，它们都能恢复正常高度，雌穗也变成单性花。

另一类矮生包括 br 1、br 2、br 3、bv 1、bv 2、cr 1、ct 1、ct 2、mi 1、na 1、na 2、rd 1、rd 2 和 td 1 等基因。它们引起的植株矮化，既没有两性花出现，对赤霉素也都不起反应。这些基因对植株高度降低的程度是各不相同的，引起矮化的原因还都没有搞清楚。不过有证据说明，由于体内生长素合成受阻而引起 na 1 植株高度矮化。br 1、br 2、ct 1、rd 1 和 rd 2 的植株都是半矮生的。br 2 引起植株节间缩短，尤其穗位以下部分，使植株变得紧凑，在理想株型育种中正在被玉米育种学家所采用。

2. 营养体的形态结构：突变基因通过不同的方式影响营养体各个部分的形态和结构。上面提到的一套对赤霉素敏感的矮生基因和矮小株基因 py 1 对叶子形状影响明显；Cg 1、nl 1、Tp 1 和 Tp 2 能使叶片变窄；cr 1 和 Kn 1 能使叶子起包变皱；Rg 1、rgd 1 和 sl 1 基因使幼苗或成株叶片呈现撕裂状；ad 1 和 Ce 1 基因使叶片卷曲或粘着在一起；lg 1、lg 2 和 Lg 3 基因能使叶耳和叶台大大缩小或完全消失因而使叶片与茎秆的夹角变小；Rs 1 和 rs 2 使叶鞘组织无规律增生，因而变得高低不平；Hs 1 基因引起叶鞘上着生长茸毛；所有

雄性两性花矮生基因以及 Cg 1、gt 1、Tp 1 和 Tp 2 基因可使植株大量分蘖；la 1 基因使成株不能站立，因而匍匐生长；rt 1 基因阻止次生根生长；而 bk 2 基因使玉米茎秆、叶脉、雄穗和其它部分变的脆弱易断，因而在多风地区很难成活。

（四）繁殖器官的形态结构

有 30 多个突变基因与繁殖器官的形态结构改变有关。其中有前面提到的雄性和两性花同株矮生 d 1、d 2、d 3、d 5、D 8 和 an 1，这些基因都能使雌穗上长出花药，变成两性花；另一类基因，包括 ts 1、ts 2、ts 4、Ts 5 和 Ts 6 等，能使雄花序发生性返转，变成两性花或者雄花序完全雌性化；ra 1、ra 2、ra 3 和 bd 1 基因能使雌雄花序都产生大量分枝，引起多育性；pt 1 基因能使雌雄蕊组织无规则增生，产生不定型的雌穗和雄穗；Sg 1 和 tr 1 基因也影响果穗的形态；si 1 基因能产生多股花丝，使果穗上的花丝显得特别过量；Pn 1 和 Tu 1 基因能使颖片变得过长，而 Vg 1 基因则使颖片根本不能产生；tb 1、Tp 1 和 Tp 2 基因不仅可以使植株分蘖增加，而且使雌雄花序产生很长的苞片；ba 1 和 ba 2 基因使雌花序不能分化，变成空秆，它们和 ub 1 基因都使雄穗不产生分枝；ad 1、Clt1、ct 2 和 td 1 基因则阻止雄穗正常展开。

（五）对光周期的反应

已经发现对光周期的反应受一系列微效因子所控制，但孟德尔式隐性基因 id 1 对玉米的光周期反应有重大影响。在长日照环境下 id 植株只长营养体，花芽不进行分化，只有到秋季日照缩短以后，才能开花结实。

（六）叶面角质层的变化

普通玉米幼苗叶面上有一层近于白色蜡质粉霜，因而在

阳光下显得发暗。因为这层粉霜对水分具有排斥性，所以当向叶面上喷水时，水滴很难在叶片上存留，存留下来的水珠也不能和叶面直接接触，中间有一层界面。有一系列的幼苗光叶突变，包括 gl 1、gl 2、gl 3、gl 4、gl 5、gl 6、gl7、gl8、gl 11、gl 12、gl 14、gl 15、gl 17 和 gl 18 等能够改变幼苗叶面的这一属性，使粉霜不能形成，因而显得光亮，颜色也略黄，与普通幼苗擦掉粉霜后的样子相似。喷水以后，光叶幼苗叶面上布满水滴，很容易和普通幼苗相区别。多数光叶突变从第一或第二片叶开始就能和正常苗相区别，但 gl 15 比较特殊，幼苗第一至二片叶是正常的，第三片叶变动不定，从第四片叶以后才变成光叶类型。

（七）幼苗和花药的荧光特性

有一部分基因突变，影响色素和叶绿素的代谢，使分子结构发生变化。这种变化不仅表现在外观性状和电泳迁移性的不同，而且在紫外照射下，可以产生特点鲜明的荧光。属于这类突变的有 Bf 1、bf 2、bz 1、hcf 1、hcf 2 和 hcf 3 等基因。在紫外光灯照射下，具有 Bf 1 基因的花药壁能够发出蓝色荧光，表现显性；幼苗叶片产生很强的蓝白色荧光，表现隐性。bf 2 为隐性基因，表现型与 Bf 1 相似，但荧光更强。影响糊粉层和植株花青素合成的基因 bz 1，能使花药在 U. V 照射下产生亮黄色荧光。影响光合作用的基因 hcf 1、hcf 2、和 hcf 3，在长波 U. V 照射下能够产生红色荧光。

（八）影响酶特性的生化突变

以上突变大都有可见的外部性状的变化，这种变化当然也是由于突变基因编码酶蛋白的改变引起的。从 60 年代以后，又发现一种突变，这种突变在外观形态上差别甚小，主要

表现在基因编码酶蛋白的分子变化上。由于个别或少数氨基酸的不同,酶蛋白的电荷和分子量有所不同,因而电泳迁移率也就表现不同。 已经发现了70多个突变基因与酶蛋白的电泳迁移特性有关。 包括乙醇脱氢酶 (Adh 1、Adh 2)、过氧化氢酶 (Cat 1、Cat 2、Cat 3 等)、酯酶 (E 1、E 2 · · · E 16)等。在遗传上,这些突变基因多数表现等显性,杂种 F 1 出现亲本的两种酶带而不仅仅是一种酶带。有证据说明,凡是具有等显性遗传的基因,很可能就是结构基因。

乙醇脱氢酶突变体和一部分酯酶突变体的杂交种,不仅出现两亲本的酶带,还出现有杂种酶带。杂种酶的产生很可能与杂种优势有一定的联系,因为杂种酶分子复合体有可能比亲本类型的酶分子具有较高的酶活性。

(九) 对病害的反应

大量的遗传分析表明,无论对玉米锈病、黑穗病、叶斑病或者病毒病的抗性都是多基因遗传的,但是也发现了由主基因控制抗病的少数实例。

有充分资料证明有5个基因与玉米锈病 (*Puccinia sorghi*)的抗性有关,它们是 Rp 1、Rp 3、Rp 4、Rp 5 和 Rp6,这些基因都表现显性。还有一个基因 Rpp 9 控制对另外一个种(*Puccinia polysora*)的抗性。Rp 1、Rp 5 和 Rp 6 都位于第10染色体短臂,表现密切连锁。对 Rp 1 基因的遗传分析比较深入,证明它是一个复合座位 (Complex loci),在这个座位中已经鉴别出 14 个异点等位基因 (heteroallele)。

已经发现 3 个显性基因,即 Ht 1、Ht 2 和 Ht 3 抵抗玉米大斑病 (*Helminthosporium turcicum*) 和一个隐性基因即 rhm 抵抗小斑病(*H. maydis*)的O小种。

（十）对雌雄配子体的发育和育性的影响

1. 花粉育性：细胞核因子和细胞质因子都能对雄配子体育性发生影响，引起花粉败育或雄性不育。已经发现的核不育基因包括 ms 1、ms 2 ms 3、ms 5、ms 7、ms 8、ms 9、ms 10、ms 11、ms 12、ms 13、ms 14、ms 17 和显性基因 Ms 21 等。引起花粉不完全不育的还有 dv 1（分散纺锤体）基因和 dy 1（不联会）基因。sp 1（小花粉）和 sp 2 基因产生小花粉粒，lp 1（致死花粉）产生缺陷花粉粒，它们在花粉竞争中都很难受精。细胞质雄花不育有三类，即C型、S型和T型。核基因 Rf 1 和 Rf 2 能使T型胞质不育恢复正常育性，而 Rf 3 可以使S型胞质恢复育性。

2. 胚珠育性：只有 lo 1 和 lo 2 基因可以引起胚珠败育，但对花粉没有影响。

还有一些基因，如 am 1（无减数分裂）、as 1（不联会）、el 1（伸长染色体）、ig 1（无限配子体）和 po 1（多次有丝分裂）等，它们或者影响减数分裂过程，或者影响配子体发育，能够同时对花粉和胚珠的育性发生影响。

有一系列配子体基因 ga，它们对花粉和胚珠的发育都没有影响，但影响花粉粒的功能，因而传递率很不相同。例如 Ga 1 和 ga 1 花粉粒的花粉管在 ga 1 的花丝上发育都正常，它们的传递率也相同，但是在 Ga 1 的花丝上，ga 1 的花粉管生长缓慢，所以有 90—100%的子粒都是由 Ga 1 花粉粒授精的结果。

七、玉米基因表达与突变的调节控制系统

通过对玉米糊粉层、果皮和植株花斑变异的研究而发现

的基因表达与突变的调节控制系统是本世纪遗传学上最重要的发现之一，在生物界具有普遍的意义。

调节控制系统包括两个相互联系的组成部分。一个为自主控制因子，又叫调节因子，它可以独立地对染色体进行切割，自行在染色体组内转座并引起结构基因的突变；另一个为非自主控制因子，又叫接受因子，它能够插入结构基因从而引起结构基因突变。在没有自主因子时，非自主因子处于失活状态，既不能在染色体组移动和转座，也不能引起染色体断裂，因而它所插入的结构基因也不会发生回复突变。自主控制因子可以活化非自主控制因子，引起非自主因子转座和其它遗传变化。某一个自主因子有它自己特有的识别系统，因而只能活化与其相对应的非自主控制因子。非自主因子也只能对特定自主因子发出的信号做出反应。根据这种自主与非自主控制因子间选择性的互作关系，可以把它们分成不同的系统。表 5 列示了已经发现的玉米转座控制因子系统、和它们相应的自主调节因子、非自主控制因子和受这些系统控制

表 5　玉米的调节控制系统及其影响的基因座位

系统	调节因子	控制因子	结构基因
Dt	Dt	—	a a-m1(Dt)
Ac-Ds	Ac	Ds	a-m3、a-m4、a2-m4、c-m1、c-m2、c-m4、sh-m1、sh-m2、bz-m1、bz-m2、bz-m4、wx-m1、wx-m5、wx-m6、wx-m7、wx-m9、P-VV、bz2-m
Spm	Spm	Spm	a-m1 (spm)、a-m2、a-m5、c2-m1、c2-m2、a2-m1、a2-m5、pr-m2、pr-m3、c-m5、wx-m8、pg14-m、a2-m、w13-m
R-st	—	I-R	R-st
Mr	Mr	—	R-mb
R-V,r-V	—	—	R-v, r-v

的结构基因。其中研究比较广泛、积累资料较多的有 Dt、Ac-Ds 和 Spm 三个系统。

（一）Dt 系统

这个系统最初是在墨西哥甜玉米中发现的。它的自主调节因子为 Dt。已经发现了三个独立的 Dt 基因，它们只专化性的引起结构基因 A1 座位某些等位基因的不稳定突变。很可能也有一个非自主的控制因子，能够对 Dt 作出反应并控制 A1 座位结构基因的变化，但目前还没有鉴别出来。

没有活性的隐性基因 a 1 和 a-m1，在没有 Dt 存在时，表现是稳定的，但在 Dt 存在时，都能产生特定频率的回复突变，出现不同活性水平的 A1。回复突变可以发生在个体发育的任何时期，在能够产生花青素的组织中，可以产生有色斑点。Dt 引起由 a 1 → A 1 的回复突变发生较晚，频率也低，所以在 a 1 Dt 子粒的糊粉层，只有少数有色斑点出现；Dt 引起由 a 1-m 1 的回复突变发生较早且频率高，所以在 a 1-ml Dt 的糊粉层，可以观察到数目较多而且较大的斑点。a 1-ml 也可以突变为 a 1-s，一种稳定类型，不再与 Dt 起反应。

（二）Ac-Ds 系统

这个系统是麦克林托克最早发现的，也是至今所观察到的最简单的控制系统。对这个系统无论在遗传学方面或分子生物学方面研究的都比较清楚。它包括 Ac 和 Ds 两个成分。Ac 为自主调节因子，本身可以自主地在染色体组中运动，改变其活性状态，也可能自主引起染色体断裂。其调节作用表现在它能使 Ds 因子活化，离开原来座位，转移到新的座位，通过 Ds 因子控制结构基因的表达和突变。Ac 也能引起染色体在 Ds 座位断裂，从而引起染色体重组。Ds 为非自

主因子，在 Ac 因子的作用下，它可以活化起来，发挥其特有的功能，可以在染色体组里移动，从一个座位转移到另一个座位，控制某些结构基因的活性水平，也可以作为染色体断裂的特定点，引起染色体重组和某些断片的丢失。事实上，麦克林托克正是根据染色体这种异常行为发现 Ds 因子的。

Ac 和 Ds 因子可能处在同一条染色体上，但在大多数情况下，它们处在不同的染色体上。

Ac 并非在任何情况下都能活化 Ds 因子，只有在 Ac 本身处于活化状态时，才能对 Ds 起作用。

Ac 具有不寻常的剂量效应，在增加 Ac 剂量时，由它所调节的全部细胞学和遗传学事件都延迟发生。

Ds 能够发生状态的变化，首先表现在对结构基因抑制程度的不同，其次是发生回复突变时间的不同，第三是发生回复突变频率的不同。在 Ac 不存在时，这几种状态可以作为稳定的特性保持不变，也可以在杂交后代中分离，像是稳定的等位基因一样。

Ds 插入突变有两种类型。一类是 Ds 插入在结构基因中间从而改变结构基因的活性；另一类是 Ds 插入在结构基因之外，但也能抑制结构基因的表达。在这种情况下，Ds 可能只对结构基因的邻近成分发生影响，而这种临近成分对结构基因正常发挥功能又是必不可少的。

（三）Spm 系统

该系统具有许多与 Ac-Ds 系统类似的特征，不过比 Ac-Ds 系统更为复杂。像 Ac-Ds 一样，它也有一个非自主的控制因子或操纵因子。对于这个因子的命名比较混乱，彼得森 (P. A. Peterson) 称之为 I 因子，费多罗夫 (N. Fedoroff) 称之为缺损 Spm。它也像 Ds 一样，可以插入结构基因，抑

制结构基因的活性。它的自主控制因子为 Spm。Spm 类似于 Ac，但却是一个比 Ac 远为复杂的复合调节体，包括两个组成部分。一部分为抑制因子 Sp，对控制因子起抑制作用；另一部分为引变因子 m，引起控制因子转座和状态变化，同时也调节抑制因子的变化。

Spm 的控制因子插入结构基因，并不能完全抑制结构基因的活性，结构基因原来控制的性状还能够得到部分的表现。例如可以使一个产生花青素的基因继续产生少量色素。但是在抑制因子 Sp 存在时，结构基因的效应就能完全被抑制，例如完全不产生色素等。在引变因子m的作用下，控制因子可以发生转座，从而产生回复突变。就玉米糊粉层的色素而言，在 a 1-m 1 背景上，由 Spm 系统各个组成部分的共同作用的结果就会产生以无色为背景带有有色斑点糊粉层的子粒。

八、玉米副突变

在对玉米R基因的遗传分析中，发现了一种异常的现象，即某些等位基因的功能随着其遗传经历不同而发生变化。由于等位基因间的互作而引起的定向可遗传的变化叫做副突变。可从下面三个杂交试验说明（表 6）。

表 6　R 基因的副突变

杂交组合	母本基因型	父本基因型	F1 胚乳基因型	F1 表现型
1	r-g r-g	R-r R-r	R-r r-g r-g	深色不均匀糊粉层
2	r-g r-g	R-st R-st	R-st r-g r-g	有色斑点糊粉层
3	r-g r-g	R-r R-st	1/2R-r r-g r-g	浅色不均匀糊粉层
			1/2R-st r-g r-g	有色斑点糊粉层

杂交 1 与杂交 2 都产生一种类型的后代，杂交 3 产生两类后代。从胚乳基因型来看，一类与杂交 1 相同，一类与杂交

2相同。具有 R-st r-g r-g 基因型的种子，其表现型与第二类杂交后代是完全一致的，但具有 R-r r-g r-g 基因型种子的表现型与第一类杂交后代却十分不同。后者子粒的颜色要比前者浅的多。由于 R-r 与其等位基因 R-st 以杂合状态经历了一代，其功能比原来的 R-r 大为减弱，以 R-r′ 表示。这种定向的遗传变化归因于副突变。R-r 为副突变易变基因，R-st 为副突变引变基因。在R座位，属于副突变易变基因的还有等位基因 R-g 和 R-ch，属于副突变引变基因的还有 R-mb。当副突变等位基因 R-r′ 以纯合状态保持若干世代以后，它会慢慢地恢复原等位基因 R-r 的功能。除R基因座位外，还发现B座位的等位基因也能够产生副突变。

九、玉米核外遗传

核外遗传又叫细胞质遗传，非孟德尔式遗传。因为性状的传递只通过母本，所以杂交后代的性状表现完全像母本而不会产生孟德尔式的分离。研究表明，玉米的许多数量性状如成熟期、植株高度、油分和蛋白含量以及产量等都与核外遗传有关。但表现最明显，研究最充分和最具有实用价值的是细胞质遗传的叶绿体变异和雄花不育性变异。

玉米细胞质中有两个最明显的自主遗传细胞器，一个为叶绿体，一个为线粒体。它们各有一套自己的基因组，由环状 DNA 组成，分别称为叶绿体基因组和线粒体基因组，各自编码一组基因，这些基因所决定的性状一般都表现细胞质遗传。

前面提到，有上百个核基因突变与叶绿素的合成有关。其中有一个隐性基因 ij，纯合时使植株产生白色条纹叶。但研究表明，ij 并没有直接引起叶绿素的变异，而是通过诱发叶

绿体基因组中的基因突变而影响叶绿素合成的。因而条纹叶表现为细胞质遗传方式。以条纹叶株为母本与带有显性 Ij 基因的正常株杂交,后代有全绿株、全白株和花斑株三种类型。白色组织部分不仅质体结构发生了变化,而且缺少核糖体。还有一个叶绿体诱变基因 cm,其遗传行为与 ij 基因十分类似。

细胞质遗传雄花不育在玉米种子生产中得到广泛的应用,对于降低种子成本保证种子质量有重要意义。根据特定核基因对细胞质雄花不育的专效性恢复能力,可以把从全世界采集到的胞质不育材料归纳为三种主要类型,即C型、S型和T型。能够完全恢复T型不育的是两个显性互补基因 Rf 1 和 Rf 2,还有一些部分恢复育性基因。能使S型不育性恢复的为 Rf 3 基因。Rf 3 只影响花粉粒育性而不影响整个植株。所以纯合的 Rf 3 Rf 3 植株可以使全部花粉粒正常可育,而杂合的 Rf 3 rf 3 株产生 1/2 带有 Rf 3 的花粉粒为可育的,1/2 带有 rf 3 的花粉粒为不育的。

S型不育性表现不稳定,易受环境影响,在生产中很难应用。T型不育性稳定而彻底,曾经在玉米种子生产中广泛应用,但由于感染小斑病的T小种也在70年代开始被放弃。现在玉米生产中所使用的雄花不育基本上是C型的。